

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAITRISE EN PSYCHOLOGIE

PAR  
GAÉTAN ROY

ÉTUDE ANATOMO-FONCTIONNELLE DES EFFÉRENCES THALAMIQUES  
SUR LES AIRES CORTICALES VISUELLES 17/18, PMLS, PLLS ET AEV  
CHEZ LE CHAT ADULTE ET LE CHATON

JUIN 1992

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## **Table des matières**

Introduction.....	1
Chapitre premier - État actuel de la question: synthèse bibliographique.....	4
Les aires corticales visuelles.....	5
Le thalamus et ses principaux noyaux d'association visuelle.....	8
Aspects développementaux.....	12
Aspects réorganisationnels et régénératifs.....	15
Chapitre II - Matériel et méthodes.....	19
Sujets choisis.....	21
Techniques opératoires.....	22
Traitement des cerveaux.....	29
Méthode d'analyse du matériel expérimental.....	33
Chapitre III - Présentation et analyse des résultats.....	39
Localisation des sites d'injections.....	41
Distribution des projections thalamo-corticales.....	49
Chats adultes.....	49
Chatons.....	63
Chats adultes ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles.....	75
Chapitre IV - Interprétation des résultats et discussion.....	83
Aspects développementaux.....	85
Aspects régénératifs.....	95
Critique de la méthode.....	105

Discussion.....	107
Conclusion.....	126
Appendice - Liste des abréviations.....	129
Remerciements.....	132
Références.....	133

## **Sommaire**

La présente étude a pour objet de mettre en évidence certaines composantes de l'organisation du système visuel dans ses aspects développementaux ainsi que dans sa réorganisation subséquente à des lésions corticales précoces. Les noyaux thalamiques géniculés (LGNd) et extra-géniculés (Complexe LP-Pulvinar) chez le chat sont d'importants noyaux d'associations dans l'organisation du système visuel, et se projettent sur de multiples aires corticales visuelles. Cependant, la distribution précise des neurones de ces noyaux à l'origine des projections convergentes, divergentes et parallèles reste à être déterminée tant au niveau développemental que régénératif.

L'organisation topographique et quantitative de ces voies géniculées et extra-géniculées sur les aires visuelles 17/18, suprasylvienne latérale (LSS: PMLS, PLLS) et ectosylvienne antérieure (AEV) est comparée chez trois groupes de chats: (1) quatre chats adultes normaux, (2) cinq chatons âgés entre 10 et 17 jours, et (3) trois chats adultes ayant subi des lésions périnatales partielles ou quasi complètes des aires visuelles striée (17), péristriées (18, 19) et/ou extra-striée (LSS).

L'organisation des projections thalamo-corticales a été examinée en employant la technique de marquage multiple rétrograde en fluorescence. Nos résultats mettent en évidence une organisation topographique différentielle des projections thalamo-corticales en deux familles anatomo-fonctionnelles distinctes. Un premier sous-système, correspondant aux projections du LGNd, du MIN, du Pulvinar, de LPI et de la portion latérale de LPI sur les aires

corticales visuelles 17/18 et PMLS, serait impliqué dans des processus plus fondamentaux de traitement visuel discriminatif. Le second sous-système, correspondant aux projections de la portion médiane de LPi et de LPm sur les aires visuelles PLLS et AEV, serait impliqué dans des processus d'ordre plus élevé tels que la coordination des comportements d'ajustement sensori-moteur et des mécanismes attentionnels. Chacun de ces sous-systèmes présentent également des cellules collatéralisées sur leurs deux aires corticales respectives.

Nos résultats démontrent toutefois plusieurs signes d'immaturité dans ces systèmes efférents chez le chaton. La présence d'une mort neuronale importante de l'ordre de 50 % est confirmée entre le chaton et l'âge adulte pour l'ensemble des subdivisions thalamiques étudiées. Certaines projections thalamo-corticales sont également éliminées au cours du processus de maturation. De plus, nos données mettent en évidence des changements dans les densités de projections de certaines subdivisions thalamiques ou des maintiens de ces densités malgré une mort neuronale importante.

D'autre part, des lésions périnatales et massives aux aires corticales visuelles 17, 18 et 19 entraînent des modifications dans l'organisation des voies thalamo-corticales telles que le maintien de projections normalement transitoires, et l'augmentation de la densité de certaines projections thalamiques géniculées sur PMLS. D'autres projections sont également mises en évidence alors qu'elles sont totalement absentes chez le chaton âgé de deux semaines et le chat adulte normal dont notamment des projections du MIN et de la couche laminaire A1 du LGNd sur PLLS. Nos données viennent confirmer le rôle de LSS dans la compensation fonctionnelle suite à de telles lésions corticales périnatales, et l'implication des noyaux thalamiques dans la réorganisation des afférences corticales visuelles.

## **Introduction**

Il est bien connu que le traitement de l'information visuelle est effectué par plusieurs régions corticales. La voie rétino-géniculo-striée est largement considérée comme une des voies afférentes principales dans le système visuel chez les mammifères. Diverses voies parallèles sont également définies et classiquement identifiées sous l'appellation des voies extra-géniculées.

Chez le chat, 17 aires corticales visuelles ont été identifiées sur la base de leur localisation, leurs spécialisations et leurs rôles spécifiques. Plusieurs de ces aires reçoivent des afférences massives des noyaux d'association du thalamus dont notamment le corps genouillé latéral dorsal (LGNd) et les noyaux du thalamus latéral postérieur mieux connus sous le terme de Complexe LP-Pulvinar. Les projections thalamo-corticales chez le chat adulte ont d'ailleurs fait l'objet de multiples études (Berson et Graybiel, 1978; Olson et Graybiel, 1983; Symonds *et al.*, 1981; Tong *et al.*, 1982; Updyke, 1983) alors que chez le chaton les données sont moins nombreuses concernant les projections de certaines subdivisions.

Il est bien reconnu que le développement du système nerveux implique différents phénomènes dont une mort neuronale importante (Changeux, 1983; Crépel *et al.*, 1976; Kato, 1987a, 1987b; Mariani, 1983). Plusieurs études confirment également l'élimination de connexions transitoires au cours du processus de maturation (Bruce et Stein, 1988; Cowan *et al.*, 1984; Innocenti et Clarke, 1984).



D'autre part, des recherches plus récentes ont démontré que des lésions au cortex visuel (aires 17, 18 et 19) chez le chat entraînent des effets marqués sur les structures et fonctions des autres régions corticales du système visuel et que ces effets dépendent en grande partie de l'âge de l'animal au moment de ces lésions (Kalil, 1984; Spear, 1979, 1985). De telles lésions chez le chat adulte, par exemple, entraînent une perte des propriétés habituelles des neurones de la subdivision postéromédiane de l'aire visuelle suprasylvienne latérale (PMLS) (Spear et Baumann, 1979; Spear *et al.*, 1988) alors que ces propriétés sont préservées si de telles lésions surviennent chez le jeune animal (Tong *et al.*, 1984, 1987). Les voies afférentes impliquées dans la compensation fonctionnelle suite à de telles lésions corticales sont encore mal définies.

La présente étude a donc pour objectif de comparer l'organisation anatomo-fonctionnelle des projections thalamiques géniculées (LGNd) et du Complexe LP-Pulvinar sur les aires corticales visuelles 17/18, suprasylvienne latérale (LSS: PMLS et PLLS) et ectosylvienne antérieure (AEV) chez le chaton, le chat adulte et le chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles. L'organisation topographique et quantitative de ces voies thalamo-corticales sera examinée en employant la technique de marquage rétrograde multiple en fluorescence.

## **Chapitre premier**

### **État actuel de la question: synthèse bibliographique**

## **Les aires corticales visuelles**

Toute tentative pour comprendre l'organisation du cortex visuel et ses noyaux d'association du thalamus doit commencer sur des notions se rapportant sur la manière dont ces régions sont fonctionnellement divisées. Il est actuellement admis que le champ visuel du chat (*Felis catus*) soit représenté au niveau de 17 régions corticales fonctionnellement distinctes et pouvant être délimitées cytoarchitectoniquement.

Parmi ces zones corticales, l'aire 17 est communément appelée le cortex strié ou l'aire corticale visuelle primaire. Cette région corticale présente une rétinotopie parfaite et une représentation point-par-point du champ visuel (Tusa *et al.*, 1978). Cette aire est interconnectée avec de nombreuses structures corticales et sous-corticales visuelles (Garey *et al.*, 1968; Kawamura et Naito, 1980; Montero, 1981; Squatrito *et al.*, 1981) et joue un rôle important dans le processus de traitement de l'information visuelle telle que la discrimination des stimuli. L'aire 17 a été largement étudiée du point de vue de son organisation physiologique et anatomique (Berkley et Sprague, 1979; Bullier *et al.*, 1984; Hubel et Wiesel, 1962; Pettigrew *et al.*, 1968). Les neurones de cette aire sont sélectifs à différents paramètres des stimuli visuels tels que l'orientation, la direction du mouvement et la fréquence spatiale.

Les aires corticales péristriées sont représentées par les aires 18 et 19. Elles sont localisées dans le gyrus latéral du lobe occipital tout comme l'aire 17, et ont fait l'objet

d'études électrophysiologiques (Tusa *et al.*, 1978; 1979; 1981) et architectoniques (Symonds *et al.*, 1981) lesquelles ont permis d'établir leur localisation et délimitation respective. Ces aires visuelles classiques jouent un rôle primaire dans le traitement de l'information visuelle et exhibent une forte organisation rétinotopique (Albus et Beckmann, 1980; Tusa *et al.*, 1979).

L'aire suprasylvienne latérale (LSS), aussi appelée l'aire de Clare-Bishop ou cortex extra-strié, est également une aire très vaste et importante dans le traitement de l'information visuelle (Clare et Bishop, 1954; Hubel et Wiesel, 1969; Marshall *et al.*, 1943). Une nomenclature différente ainsi qu'une subdivision de cette région a été suggérée par Palmer *et al.* (1978) sur la base d'études électrophysiologiques. Ils subdivisent ainsi LSS en six parties en fonction de leur représentation distincte du champ visuel et de leur rétinotopie: les subdivisions antéromédiane (AMLS), antérolatérale (ALLS), postéromédiane (PMLS), postérolatérale (PLLS), dorsale (DLS) et ventrale (VLS). Toutes ces aires sont fortement interconnectées avec les cortex strié et péristrié (Heath et Jones, 1971; Kawamura et Naito, 1980; Squatrito *et al.*, 1981; Tong *et al.*, 1982) ainsi qu'avec les aires homotopiques contralatérales (Berlucchi, 1972; Shoumura, 1981).

Les champs récepteurs des neurones des différentes subdivisions de LSS possèdent des propriétés très similaires et sont nettement plus larges que ceux rencontrés dans les aires corticales striée et péristriées (Spear et Baumann, 1975; Zumbroich *et al.*, 1986). Les neurones de LSS sont sensibles à la grosseur des stimuli et répondent mieux au mouvement avec une grande spécificité pour la direction, ce qui leur conférerait un rôle dans la perception du mouvement (Toyama et Kozasa, 1982; Toyama *et al.*, 1985; 1990). L'aire PMLS est largement celle qui a été la plus étudiée. Ses cellules se distingueraient de celles de PLLS, selon Zumbroich *et al.* (1986), par un champ récepteur moins large et une

représentation topographique mieux ordonnée de l'espace visuel. De plus, selon Zumbroich et Blakemore (1987), les neurones de PMLS ressembleraient à celles de l'aire 17 dans leur sélectivité temporelle et spatiale.

Le sulcus ectosylvien antérieure, d'abord reconnu comme une aire auditive (Graybiel, 1972b) et polysensorielle (Bignall *et al.*; 1966), a également été découvert récemment comme ayant des propriétés visuelles dans le flanc ventral de sa portion caudale (Mucke *et al.*, 1982; Olson et Graybiel, 1981, 1983) ainsi que dans son flanc dorso-latéral (Olson et Graybiel, 1987). L'aire visuelle ectosylvienne antérieure (AEV) est localisée près des aires auditives et somatosensorielles, et elle est topographiquement isolée dans une position nettement plus antérieure que les autres aires corticales visuelles, identifiées et regroupées au niveau caudal.

L'aire AEV est interconnectée avec plusieurs aires corticales visuelles classiques dont LSS (Benedek *et al.*, 1988; Miceli *et al.*, 1984, 1985, 1986; Mucke *et al.*, 1982; Norita *et al.*, 1986; Olson et Graybiel, 1983) et différentes structures sous-corticales telles que les colliculi supérieurs, les noyaux pontiques et du striatum, et certains noyaux thalamiques extra-géniculés (Norita *et al.*, 1986). L'aire AEV pourrait donc être impliquée dans un rôle au niveau de la coordination d'ajustement sensori-moteur et éventuellement dans des mécanismes attentionnels, selon Norita *et al.* (1986), étant donné certaines connexions avec différentes structures limbiques comme le cortex cingulé et les aires préfrontales.

D'autre part, l'aire AEV présente une organisation rétinotopique limitée sans représentation point-par-point du champ visuel (Olson et Graybiel, 1987). Les neurones de AEV possèdent des champs récepteurs nettement plus larges que ceux des aires striée et péristriées mais aussi de ceux de LSS (Albus et Beckmann, 1980). Ils sont très sensibles au

mouvement ainsi qu'à la direction, la longueur et la vélocité des stimuli (Mucke *et al.*, 1982; Olson et Graybiel, 1981; Vanderbussche *et al.*, 1986).

### **Le thalamus et ses principaux noyaux d'association visuelle**

Les noyaux thalamiques géniculés (LGNd) et extra-géniculés (Complexe LP-Pulvinar) chez le chat, comme chez l'ensemble des mammifères, sont d'importants noyaux d'associations dans l'organisation du système visuel. Ils reçoivent des afférences visuelles à partir de multiples régions corticales et sous-corticales ainsi que de la rétine, et se projettent sur de nombreuses aires corticales visuelles. Il est bien reconnu que chez le chat adulte, l'ensemble de ces projections thalamo-corticales sont uniquement ipsilatérales (Abramson et Chalupa, 1985; Burrow et Hayhow, 1971; Henderson et Blakemore, 1986; Raczkowski et Rosenquist, 1983; Wilson et Cragg, 1967).

#### **Le corps genouillé latéral dorsal (LGNd)**

Le corps genouillé latérale dorsal (LGNd) est un des principaux noyaux d'association du thalamus et celui qui a fait l'objet du plus grand nombre d'études. La voie rétino-géniculo-striée est bien reconnue comme la voie la plus directe entre la rétine et le cortex visuel.

Le LGNd se subdivise en plusieurs régions en fonction des afférences rétinienne (Guillery, 1970; Guillery *et al.*, 1980) mais également par l'espace interlaminaire entre chacune de ses subdivisions. Quatre subdivisions sont généralement retenues: le noyau intralaminaire médian (MIN), les couches laminaires A et A1, et enfin, celles du complexe C représentées par les régions magnocellulaire (C) et parvocellulaire (C1-C3). La distinction

entre ces deux régions est toutefois difficile à établir et seul le terme de couche laminaire C1-C3 sera retenu pour identifier cet ensemble.

Chacune de ses subdivisions géniculées reçoivent des projections directes de la rétine (Sanderson, 1971). Elles ont également des afférences corticales de plusieurs aires visuelles (Kawamura *et al.*, 1974; Updyke, 1977, 1981). L'aire 17 est à l'origine d'efférences sur toutes les subdivisions géniculées ainsi que sur les aires 19 et PMLS à l'exception de la couche laminaire A1. La couche laminaire C1-C3 reçoit également des afférences des colliculi supérieurs (Berson et Graybiel, 1983a, 1983b; Raczkowski et Rosenquist, 1980).

Le LGNd se projette également sur de multiples aires corticales visuelles. Les couches laminaires A et A1 ont des efférences massives sur les aires 17 et 18, et C1-C3 sur les aires 17, 18, 19 et PMLS (Birnbacher et Albus, 1987; Conley, 1988; Garey *et al.*, 1968; Geisert, 1985; Kato *et al.*, 1986; Niimi *et al.*, 1981; Rauschecker *et al.*, 1987; Tong *et al.*, 1982). Le MIN envoie des efférences massives sur les cortex strié et péristrié (Hugues, 1980; Norita et Creutzfeldt, 1982) ainsi que faiblement sur PMLS et AMLS (Berson et Graybiel, 1983a, 1983b; Geisert, 1985; Kato *et al.*, 1986; Rosenquist *et al.*, 1974; Tong *et al.*, 1982; Tong et Spear, 1986). D'autre part, la présence de cellules collatéralisées à partir de la couche laminaire C1-C3 et du MIN sur les aires corticales 17/18 et PMLS a été mise en évidence par Tong et Spear (1986). Ces derniers ont suggéré que la redondance de ces efférences thalamo-corticales pourrait être impliquée dans la coordination des fonctions réciproques à chacune des aires visuelles concernées ainsi que dans des mécanismes de réorganisation et de compensation fonctionnelle suite à des lésions corticales périnatales.

### **Le Complexe LP-Pulvinar**

Le thalamus chez le chat contient, en plus du LGNd, plusieurs régions impliquées dans des fonctions visuelles sur la base de leurs interconnexions avec différentes structures visuelles. Ces régions extra-géniculées sont principalement regroupées au niveau du Complexe LP-Pulvinar et ont d'abord été subdivisées en fonction de leur cytoarchitecture respective (Niimi et Kuwahara, 1973; Rioch, 1929). Plus récemment, sur la base de ses afférences corticales, du prétectum et des colliculi supérieurs ainsi qu'en fonction de son organisation rétinotopique, ce Complexe a été subdivisé en quatre régions distinctes: Le Pulvinar et les subdivisions du noyau latéral postérieur (Graybiel, 1972a, 1972b, 1972c; Hutchins et Updyke, 1989; Symonds *et al.*, 1981; Updyke, 1977, 1983).

D'abord, situé dans la partie latérale du thalamus extra-géniculé, le noyau Pulvinar (Pulv) est équivalent au noyau décrit par Rioch (1929). Il reçoit des afférences massives de l'aire 19 (Kawamura *et al.*, 1974; Updyke, 1977), du prétectum, de PMLS (Berson et Graybiel, 1978, 1983a, 1983b; Weber *et al.*, 1986) et des colliculi supérieurs (Abramson et Chalupa, 1988) ainsi que, dans sa partie latérale, des afférences directes de la rétine (Berman et Jones, 1977). En contrepartie, le Pulvinar se projette sur les aires 19, PMLS, AMLS (Berson et Graybiel, 1983a, 1983b; Kato *et al.*, 1986; Symonds *et al.*, 1981) ainsi que sur plusieurs autres régions corticales dont l'aire visuelle spléniale, les aires 5, 7, 20a, 21a et sur le gyrus cingulé (Symonds *et al.*, 1981).

Le noyau latéral postérieur (n. LP) est subdivisé en trois régions. La subdivision latérale (LPI) est située médialement par rapport au noyau Pulvinar (Hutchins et Updyke, 1989; Updyke, 1983) et inclut le noyau postérieur de Rioch (1929) et le Pulvinar inférieur de Niimi et Kuwahara (1973). LPI se distingue des autres subdivisions thalamiques



extra-géniculées par ses afférences massives du cortex strié (Berson et Graybiel, 1978, 1983a, 1983b). Elle reçoit également des afférences des aires 18, 19, 20, PMLS, AMLS (Kawamura *et al.*, 1974; Symonds *et al.*, 1981). Les afférences des colliculi supérieurs sont très minimes et se concentrent dans une zone très mince à la limite du noyau Pulvinar et de LPI latéral (Abramson et Chalupa, 1988). Par ailleurs, LPI est à l'origine d'efférences sur de nombreuses structures corticales dont les aires 17, 18, 19, 20a, 21a, 21b, PMLS, ALLS et VLS (Berson et Graybiel, 1983a, 1983b; Hugues, 1980; Raczkowski et Rosenquist, 1983; Symonds *et al.*, 1981; Tong *et al.*, 1982; Tong et Spear, 1986). De plus, selon Tong et Spear (1986), la majorité des cellules de LPI présenteraient des cellules collatéralisées sur les aires 17/18 et PMLS.

La subdivision intermédiaire de LPi est parallèle et située médialement à LPI (Hutchins et Updyke, 1989). Elle englobe la partie latérale du noyau de Rioch (1929), une grande part du Pulvinar médian identifié par Niimi et Kuwahara (1973) et correspond à la zone LPm décrite par Berson et Graybiel (1978, 1983a, 1983b). LPi reçoit des afférences massives des colliculi supérieurs (Abramson et Chalupa, 1988) ainsi que de plusieurs aires corticales dont notamment les aires 19, PMLS, AMLS, DLS (Updyke, 1977, 1981). La portion médiane de LPi reçoit également des projections de l'aire AEV (Mucke *et al.*, 1982; Norita *et al.*, 1986; Olson et Graybiel, 1987). LPi envoie des projections réciproques sur LSS (Berson et Graybiel, 1978; Hugues, 1980; Symonds *et al.*, 1981; Tong *et al.*, 1982; Tong et Spear, 1986; Updyke, 1981) ainsi que sur AEV dans sa portion médiane (Olson et Graybiel, 1987).

La dernière subdivision concerne la partie la plus médiane du n.LP (LPm) (Hutchins et Updyke, 1989; Updyke, 1977, 1983) et correspond à la partie médiane du Pulvinar médian de Niimi et Kuwahara (1973) et à la partie latéro-médiane des noyaux

supragéniculés (LM-Sg) de Mucke *et al.*, (1982) et Olson et Graybiel (1981, 1983, 1987 ). LPm reçoit des afférences de AEV et envoie des projections réciproques sur cette aire (Mucke et al., 1982; Norita et al., 1986; Olson et Graybiel, 1987). LPm est aussi interconnectée avec le cortex insulo-orbital décrit comme un cortex d'association sensorielle (Berson et Graybiel, 1978). De plus, la présence de cellules collatéralisées sur, à la fois, PLLS et AEV ont été mises en évidence à la limite LPi/LPm (Miceli *et al.*, 1984) suggérant un lien entre ces deux régions dans leurs rôles respectifs.

### **Aspects développementaux**

Cette organisation thalamo-corticale géniculée et extra-géniculée est issue d'un long processus de maturation. Ces dernières années, le développement du système nerveux et la plasticité néonatale tant au niveau anatomique que fonctionnel a fait l'objet de plusieurs études qui ont mise en évidence de multiples phénomènes ainsi que différentes périodes critiques variables et inhérentes à ces phénomènes.

Parmi ceux-ci, la présence de phénomènes régressifs est bien reconnu chez plusieurs espèces de mammifères (Changeux, 1983; Cowan *et al.*, 1984). Dans plusieurs parties du système nerveux, de nombreuses projections exubérantes à la naissance dégénèrent au cours du processus de maturation. Dans une étude quantitative, Koppel et Innocenti (1983) dénombrent 23 millions d'axones dans le corps calleux du chat adulte comparativement à 79 millions chez le chaton. Le nombre de cellules ganglionnaires montre également une diminution importante de leurs projections rétiniennes sur le LGNd (Ng et Stones, 1982). Une étude de Kato (1987b) évalue à 50 % la diminution graduelle du nombre de cellules totales dans la couche V de l'aire 17 entre la naissance et la huitième semaine

postnatale. Une étude d'Innocenti *et al.* (1988) met en évidence une élimination presque complète des projections des aires corticales auditives sur les aires 17/18 à la fin du premier mois postnatal. Dans la même optique, Dehay *et al.* (1988) confirment que les projections transitoires des cortex auditif, somato-sensoriel et moteur aux aires 17, 18 et 19 ne subsistent pas au-delà de la cinquième semaine postnatale. D'autre part, selon Henderson et Blakemore (1986), les connexions sous-corticales avec les structures corticales seraient mieux déterminées à la naissance que les connexions cortico-corticales. Les projections corticales sur le LGNd sont déjà présentes à la naissance et subiraient peu de modifications (Stein et Edwards, 1979; Updyke, 1977; Weber et Kalil, 1987).

Un phénomène de migration cellulaire est également bien démontré (Innocenti et Caminiti, 1980; Innocenti et Frost, 1980). Kato *et al.* (1986) mettent ainsi en évidence que la distribution terminale des projections cortico-corticales des aires 17 et 18 varient avec l'âge. Elles sont distribuées dans les couches superficielles et profondes chez le chaton et exclusivement dans les couches profondes chez l'animal adulte.

Certaines propriétés fonctionnelles des cellules subissent également des modifications au cours du processus de développement. Par exemple, le nombre de cellules sensibles à l'orientation des stimuli visuels chez le chat serait très faible à la naissance et augmenterait de façon très importante entre l'âge de deux et quatre semaines (Blakemore et Van Sluyter, 1975; Toyama et Komatsu, 1987).

Certaines structures sont également immatures à la naissance. C'est le cas notamment du LGNd dont l'établissement des différentes couches laminaires résulte d'une série ordonnée d'étapes dans le processus développemental. À la naissance, l'axe rostro-

caudal du LGNd est orienté plus verticalement. Durant les deux premiers mois postnataux, il effectue une rotation normale de 90° approximativement (Henderson et Blakemore, 1986).

Chez le chat, le développement des projections thalamo-corticales visuelles subit également l'influence de ces différents phénomènes mais ces projections seraient déjà hautement organisées à la naissance selon Henderson et Blakemore (1986) ainsi que Kato *et al.* (1986). Il est bien reconnu que ces projections sont déjà établies dans un patron uniquement ipsilatéral (Abramson et Chalupa, 1985; Raczkowski et Rosenquist, 1983).

Les projections thalamiques du LGNd sur les aires 17 et 18 seraient déjà présentes à la naissance et bien organisées à l'exception de certaines terminaisons dans les couches superficielles alors qu'elles sont restreintes aux couches profondes chez le chat adulte (Henderson et Blakemore, 1986; Henderson, 1982).

Certaines efférences sur PMLS à partir du LGNd seraient toutefois transitoires chez le chaton. Kato *et al.* (1986), utilisant la technique de HRP, n'ont d'abord démontré aucune projection aberrante du LGNd sur PMLS. Toutefois, Bruce et Stein (1988), en utilisant la technique de marquage multiple en fluorescence ont mis en évidence des projections des couches laminaires A et A1 sur PMLS chez le chaton alors que ces projections sont absentes chez le chat adulte. De plus, ces mêmes auteurs mettent en évidence la présence, dans toutes les couches du LGNd, de cellules collatéralisées à la fois sur les aires 17/18 et PMLS chez le chaton. Le Pulvinar présente également des projections sur PMLS à la naissance (Kato, 1987b; Kato et Kawaguchi, 1985).

Au niveau du n.LP, la subdivision latérale (LPI) présente à la naissance une forte densité de projections sur les aires 17/18 et PMLS (Kato, 1987a; Kato *et al.*, 1986) mais ces

projections engloberaient des terminaisons sur les couches superficielles alors qu'elles sont absentes chez le chat adulte (Kato *et al.*, 1987).

Les patrons développementaux des projections thalamiques sur PLLS et AEV entre le chaton et le chat adulte n'ont pas encore fait l'objet d'études spécifiques.

### **Aspects réorganisationnels et régénératifs**

Le système visuel chez le chat est depuis quelques années un modèle très utilisé dans les études concernant la plasticité néonatale du système nerveux. Cette plasticité neuronale est toutefois restreinte à certaines périodes critiques au cours du développement lesquelles peuvent s'étendre jusqu'au troisième mois postnatal selon Cynader (1983) et Hubel et Wiesel (1970).

Le développement des colonnes de dominance oculaire, et la sélectivité préférentielle à l'orientation des stimuli et à la direction des neurones du cortex visuel chez le chat peut être ainsi rapidement modifié par des expériences visuelles spécifiques durant une période sensible débutant vers l'âge de trois semaines postnatales (Blakemore et Cooper, 1970; Daw et Wyatt, 1976; LeVay *et al.*, 1980).

D'autres recherches plus récentes ont étudié l'influence de lésions corticales visuelles sur les autres régions visuelles. Des lésions massives des aires visuelles primaires (17, 18 et 19) chez le chat entraînent une série de changements morphologiques et fonctionnels dans l'ensemble des autres régions du système visuel, et ses conséquences dépendent grandement de l'âge de l'animal au moment des lésions (Kalil, 1984). En général, les conséquences fonctionnelles des lésions corticales sont moins sévères lorsque ces lésions

surviennent chez le jeune animal plutôt que chez l'animal adulte (Spear *et al.*, 1980; Tong *et al.*, 1982, 1984).

Des lésions périnatales des aires visuelles primaires striée et péristriée entraînent généralement une dégénérescence importante des cellules des différentes couches laminaires du LGNd (Kalil et Behan, 1987). Toutefois, Kalil et Behan (1987) ont démontré que, suite à des lésions précoces, les terminaisons rétiniennes sur le LGNd réorganisent leurs contacts synaptiques en fonction de la dégénérescence rétrograde des neurones du LGNd. D'autre part, les neurones du LGNd qui seraient préservés développeraient des champs récepteurs anormalement plus larges que chez le chat adulte normal (Tumosa *et al.*, 1989).

De telles lésions, chez le chat adulte, entraînent une perte de certaines caractéristiques fonctionnelles des neurones de l'aire PMLS dont notamment la sélectivité à la direction des stimuli. Par contre, lorsque les lésions sont effectuées dans une période périnatale ne dépassant pas la douzième semaine, les neurones de PMLS développent une dominance oculaire et une sélectivité directionnelle normale (Spear *et al.*, 1980; Tong *et al.*, 1984). De plus, dans une étude où le corps calleux a été sectionné à l'âge adulte subséquent à des lésions périnatales et unilatérales des aires visuelles primaires, Tong *et al.* (1987) ont démontré que la compensation fonctionnelle des neurones de PMLS n'impliquerait pas les afférences du cortex visuel primaire controlatéral. Guido *et al.* (1990) arrivent aux mêmes conclusions dans une étude où des lésions bilatérales des aires visuelles primaires ont été effectuées chez des chatons à la naissance et à la huitième semaine postnatale.

Certaines études anatomiques révèlent toutefois une augmentation des projections thalamo-corticales sur l'aire PMLS suite à des lésions périnatales du cortex visuel primaire ce

qui impliquerait un rôle à certaines de ces projections dans le processus de compensation fonctionnelle de PMLS. Kalil (1984) observe ainsi le maintien des projections normalement transitoires entre les couches laminaires A et A1 du LGNd sur PMLS. En utilisant une méthode autoradiographique de transport transneuronal, Tong *et al.* (1984) notaient également une augmentation des projections thalamiques sur PMLS à partir des subdivisions recevant des afférences directes de la rétine soit le MIN et les différentes couches laminaires du LGNd.

La présente étude a donc pour objet de mettre en évidence certaines composantes de l'organisation du système visuel dans ses aspects développementaux ainsi que dans sa réorganisation subséquente à des lésions corticales périnatales. Les différents noyaux thalamiques géniculés et extra-géniculés sont interconnectés avec de multiples aires corticales visuelles. Ses interconnexions semblent jouer un rôle spécifique dans l'acheminement de l'information visuelle sur les aires corticales en fonction de leur spécificité fonctionnelle correspondante. Au niveau développemental, diverses projections thalamo-corticales ont été moins étudiées dont notamment celles sur les aires PLLS et AEV, et l'influence de phénomènes régressifs sur ces projections restent à être déterminée plus précisément. En effet, la majorité des études quantitatives utilisent les différences dans le nombre de cellules impliquées dans les interconnexions comme paramètre expérimental. Toutefois, selon Kato (1987a), la notion de ratio, soit le nombre de cellules impliquées dans les interconnexions sur le nombre de cellules totales, permettrait de mesurer plus adéquatement les changements postnataux dans les interconnexions des différentes structures visuelles.

D'autre part, l'aire PMLS est bien identifiée comme jouant un rôle dans la compensation fonctionnelle suite à des lésions périnatales des aires visuelles primaires. Toutefois, l'étude plus précise de la réorganisation et du rôle des voies thalamo-corticales sur

cette aire suite à de telles lésions est à préciser. De plus, l'aire PMLS est largement celle qui a été la plus étudiée. Les noyaux thalamiques sont toutefois interconnectés avec d'autres subdivisions de LSS dont PLLS dont les caractéristiques fonctionnelles rejoignent celles de PMLS. Le rôle potentiel de PLLS dans la compensation fonctionnelle suite à de telles lésions pourrait donc être mis en évidence par la réorganisation des connexions thalamo-corticales.



## **Chapitre II**

### **Matériel et méthodes**

Afin de mettre en évidence l'organisation topographique des projections thalamiques géniculées (LGNd) et extra-géniculées (Complexe LP-Pulvinar) sur les différentes aires corticales visuelles étudiées (17/18, PMLS, PLLS, AEV), la méthode de marquage multiple rétrograde intra-axonale suivant l'injection de différents traceurs fluorescents a été la principale technique neuroanatomique employée.

Cette méthode a été mise au point par Kuypers *et al.* (1977) et reprise et utilisée par nombre de chercheurs par la suite, dont Bentivoglio *et al.* (1979a, 1979b, 1980a, 1980), Kuypers *et al.* (1980), Miceli et Repérant (1982, 1983, 1985), VanderKooy *et al.* (1978 et 1979). Cette méthode a l'avantage de mettre en évidence, grâce à l'utilisation simultanée de plusieurs traceurs fluorescents chez un même sujet, la présence de systèmes afférents parallèles par le biais de cellules collatéralisées sur au moins deux sites corticaux. De Olmos et Heimer (1980) ont même réussi à l'aide de cette technique à démontrer la présence de cellules collatéralisées sur au moins trois sites corticaux distincts. Cette méthode a ainsi l'avantage de permettre l'étude de systèmes multiples de connexions et leur distribution différentielle dans un même noyau ou région corticale ou sous-corticale (Aschoff et Hollander, 1982).

### Sujets choisis

L'expérimentation s'effectue sur trois groupes de sujets:

- 1) Le premier groupe est constitué de quatre chats adultes pesant entre trois et cinq kg. Ces animaux proviennent d'une firme spécialisée dans l'élevage d'animaux de laboratoire (Entreprise Poil Bec Inc., Montréal) et n'ont subi aucune expérimentation ainsi qu'aucune chirurgie auparavant sauf pour un sujet où une section du corps calleux a été effectuée (C246). Ils ont été élevés individuellement et ont reçu eau et nourriture, *ad libidum* (no identification: C206, C227, C230, C246).
- 2) Le deuxième groupe est représenté par cinq chatons âgés entre 10 et 17 jours et pesant environ 0,5 kg. Ces animaux sont nés au laboratoire de neuropsychologie expérimentale de l'Université du Québec à Trois-Rivières dans une chambre d'isolation prévue à cet effet et ils y ont demeuré jusqu'à la chirurgie (injections des substances fluorescentes) (no. identification: CH249, CH251, CH255, CH257, CH266).
- 3) Le troisième groupe se compose de trois chats adultes pesant entre trois et cinq kg. Ces animaux ont d'abord subi, entre 3 et 15 jours, des lésions unilatérales ou bilatérales, restreintes ou quasi complètes, de certaines aires corticales visuelles (17, 18, 19, PMLS et/ou PLLS). Tout comme le premier groupe, ces animaux ont ensuite été élevés dans des cages individuelles, recevant eau et nourriture, *ad libidum* (no identification: CHC247, CHC250, CHC258).

## **Techniques opératoires**

### **Procédure préchirurgicale**

Vingt-quatre heures précédant la chirurgie, l'animal est privé de sa ration quotidienne de nourriture. Cette procédure préchirurgicale est effectuée afin de prévenir l'apparition de nausées et de vomissements pouvant obstruer les voies respiratoires lors de l'anesthésie.

### **Anesthésie et contention**

Tous les animaux sont anesthésiés dans le cadre des interventions anatomiques. L'animal est d'abord pesé pour déterminer les doses exactes de médication employée. Une injection de sulfate d'atropine 1% (Atro-sol, 0,2 mg/kg) est ensuite effectuée par voie intramusculaire (i.m.) afin de ralentir l'activité de sécrétion des glandes salivaires et bronchiques, et ainsi éviter l'obstruction des voies respiratoires lors de l'anesthésie.

Dans le cas des interventions pratiquées chez les chats adultes, l'animal est profondément anesthésié par une injection i.m. de chlorhydrate de kétamine (Ketaset, 10 mg/kg) et de xylazine (Rompum, 0,1 mg/kg). Chez le chaton, une anesthésie au gaz est employée (Fluothane, N<sub>2</sub>O et O<sub>2</sub>) afin de mieux contrôler les rythmes vitaux de l'animal.

La tête de l'animal est ensuite installée en contention dans un appareil stéréotaxique de type Horsley-Clarke par la mise en place des barres d'oreilles, d'yeux et d'incisives. Le crâne de l'animal est alors rasé avec une solution épilatoire, et nettoyé. Une aseptie locale est alors pratiquée (solution topique de povidone iodée 10% U.S.P., 1% d'iode libre, Rougier).

Afin de contrôler le rythme cardiaque de l'animal lors de la chirurgie, des électrodes sont implantées: une sous la peau près du coeur et une autre dans la cuisse de l'animal, puis connectées à un oscilloscope (Kikusui, modèle DSS6521) et à un moniteur audio (Grass, modèle AM8B). De plus, afin de prévenir l'assèchement de l'oeil lors de la chirurgie, un onguent ophtalmique anti-inflammatoire et antibiotique est appliqué sur le globe oculaire (V-Sporin, H.C.).

### **Techniques d'intervention**

Après avoir ouvert le scalp par une incision de la peau sur le plan médian, les muscles rattachés au-dessus du crâne sont largement rétractés latéralement. On pratique ensuite une crâniotomie à l'aide de trépan et de rongeurs afin de mettre à découvert la ou les structures corticales étudiées. La méninge supérieure (dure-mère) est incisée et repliée de chaque côté près du plan sagitto-latéral. Toute perte sanguine est rapidement époncée avec de la cire d'os (Ethicon, W31G) afin d'éviter que le sang entre en contact avec les structures corticales et prévenir tous risques d'hémorragies.

#### **A. Lésions**

Deux chatons ont d'abord subi des lésions restreintes et unilatérales de diverses structures corticales visuelles:

1. Le premier (CHC247) à 12 jours, au niveau des aires 17, 18, 19, PMLS et PLLS;
2. Le deuxième (CHC250) à 15 jours, au niveau des aires 17, 18, PMLS et PLLS.

Un troisième chaton (CHC258) a subi des lésions des aires 17, 18 et 19, quasi complètes et bilatérales à trois jours postnataux.<sup>1</sup>

Les lésions sont pratiquées soit à l'aide d'un thermocautère dont la pointe a environ 1 mm<sup>2</sup> de section, soit par aspiration. Le plan cutané est ensuite remis en place (décrit subséquemment: suture du plan cutané) et le chaton est replacé dans la chambre d'isolation avec sa mère afin d'assurer sa récupération. Plus âgé, il est alors placé dans une cage individuelle jusqu'à l'âge adulte où il est ramené en chirurgie pour l'injection des marqueurs fluorescents.

### **B. Techniques d'injection des traceurs fluorescents**

Suivant la trépanation, chaque animal reçoit stéréotaxiquement des injections de 0,2 à 0,4  $\mu$ l de différentes substances fluorescentes à l'aide d'une seringue de précision Hamilton de 1  $\mu$ l. Les injections sont pratiquées à des profondeurs allant de 1,5 à 4,5 mm à partir de la surface du cortex. La seringue demeure en place environ cinq minutes après quoi, elle est légèrement remontée. Une infime quantité du traceur injecté est alors retirée dans le but de réduire la pression intracorticale et prévenir les fuites de substances fluorescentes vers la surface du cortex, lesquelles sont rapidement épongées, le cas échéant, afin d'éviter les risques de contamination vers les régions voisines.

---

<sup>1</sup>Il convient de remercier le docteur Frances Wilkinson et Sylvie Belleville de l'Université McGill de Montréal pour avoir effectué cette dernière chirurgie et pour l'excellence de leur collaboration. Leur étude s'intéressait au développement de l'acuité visuelle dans le cadre d'expériences comportementales.

L'expérimentation utilise différents traceurs fluorescents rétrogrades préalablement dilués dans de l'eau distillée, dont notamment:

1. Fast Blue (FB, 5% P/V),
2. Nuclear Yellow (NY, 3% P/V),
3. Rhodamine- $\beta$ -isothiocyanate (RITC, 4% P/V dans 2% de DMSO),
4. Evans Blue (EB, 10% de solution contenant 1% de poly-L-ornithine)
5. et finalement, FluoroGold (FG, 4% P/V).

Ces substances sont injectées simultanément dans les aires corticales visuelles 17/18, PMLS, PLLS et/ou AEV, selon le cas dans un ou les deux hémisphères (figure 1). La localisation des sites d'injection est faite selon les cartes neuroanatomiques de Mucke *et al.* (1982), Palmer *et al.* (1978) et Tusa *et al.* (1981). Chez les chats CHC250 et CHC247, les injections ont été effectuées dans les aires homotopiques controlatérales aux sites des lésions.

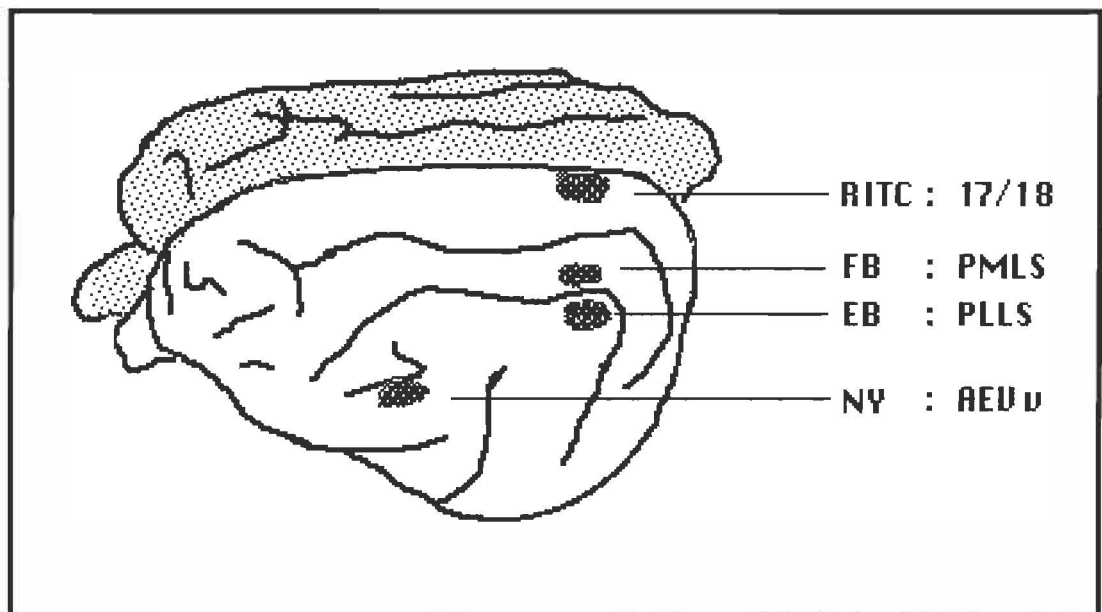


Fig. 1 - Représentation schématique des sites d'injection dans un cas (C246) où les aires 17/18, PMLS, PLLS et AEV ont reçu respectivement les traceurs RITC, FB, EB et NY.

Le tableau 1 fournit les sites corticaux d'injection et la nature du ou des traceurs fluorescents employés chez chacun des animaux.

Tableau 1  
Localisation des sites d'injection corticaux  
des traceurs fluorescents<sup>1</sup>

No. identification	Hémisphère		Aires visuelles étudiées			
	gauche	droite	17/18	PMLS	PLLS	AEV
C206	X		--	NY	FB	--
C227	X		FB	EB	EB	NY
C230	X		EB	FB	--	NY
C246	X		RITC	FB	EB	NY
CH249	X		RITC	FB	EB	NY
CH251	X		RITC	NY	EB	FB
CH255	X		RITC	FB	EB	NY
CH257	X		NY	RITC	EB	FB
CH266	X		NY	FB	EB	--
CHC247		X	NY	FB	FG	--
	X		EB	EB	EB	--
CHC250		X	NY	FB	EB	--
CHC258	X		--	FB	EB	NY

<sup>1</sup>Les tirets indiquent une absence d'injection de traceur



### **Suturation du plan cutané**

Suite aux injections ou aux lésions effectuées, la méninge supérieure est remise en place et un tissu spongieux (Gelfoam, éponge stérile de gélatine absorbable, U.S.P.) est placé sur la région trépanée. Les muscles sont ramenés à leur position initiale et le plan cutané est suturé soit à l'aide d'agrafes et/ou de fils chirurgicaux. L'animal est ensuite retiré de l'appareil stéréotaxique et il subit un traitement postopératoire d'antibiotique local (Topazone, poudre de Furazolidone) et général (15-20 000  $\mu$ l/kg de pénicilline-streptomycine) renouvelé au besoin afin de prévenir les risques d'infection suivant la chirurgie. L'animal est ensuite placé dans une chambre d'isolation afin d'assurer sa récupération et éviter les risques de contamination.

### **Perfusion des cerveaux**

Après l'injection des traceurs fluorescents, des temps de survie postopératoire variant entre trois et cinq jours sont alloués à l'animal (chats adultes et chatons). Puis, ce dernier est profondément anesthésié suivant les mêmes procédures effectuées lors de la chirurgie pour le chat adulte (Ketaset et Rompum). De plus, il reçoit une injection intracardiaque (i.c.) d'héparine sodique, un anticoagulant (Hepalean), afin de prévenir l'apparition de caillots sanguins lors de la perfusion.

A l'aide d'un cathéter inséré dans l'apex du cœur et glissé jusqu'à l'ouverture de l'aorte, une perfusion i.c. est d'abord pratiquée avec une solution saline (0,9% NaCl dans de l'eau distillée: 300 ml chez le chaton, 500 ml chez le chat adulte). Ce liquide de lavage est préalablement additionné d'une solution tampon phosphate laquelle se compose de 14,1 g de  $K_2HPO_4$  / litre d'eau distillée dans laquelle est ajoutée progressivement une solution de

10,4 g de  $\text{NaH}_2\text{PO}_4\text{H}_2\text{O}$ /litre d'eau distillée sous un pHmètre en arrêtant quand ce dernier indique un pH de 7,4.

Cette étape qui avait pour but de laver le cerveau de son flux sanguin est suivie d'une solution fixatrice (Formol 10% dans de l'eau distillée additionnée du tampon phosphate décrit précédemment: 250 ml chez le chaton et 500 ml chez le chat adulte) et enfin d'une solution d'eau distillée contenant 30% de sucrose et 10% de Formol (400 ml chez le chaton et 600-1000 ml chez le chat adulte). L'encéphale est ensuite prélevé de la boîte crânienne puis déposé dans ce même liquide fixateur pour une période minimale de 24 heures.

## **Traitement des cerveaux**

### **Montage sur lames des coupes**

Après inclusion dans la résine de support (M-1 Embedding Matrix) et une immersion dans du dioxyde de carbone pour le congeler rapidement, le cerveau est sectionné dans un plan frontal ( $40\ \mu\text{m}$ ) à une température de  $-20^{\circ}\text{C}$  à  $-25^{\circ}\text{C}$  à l'aide d'un microtome à congélation (American optical, modèle 855). Une section sur trois est conservée et chacune d'elles est immédiatement montée sur des lames pré-gélatinées. Cette procédure est effectuée en immergeant préalablement les lames dans une solution gélativeuse (20 g de gélatine et 0,5 g de Chromium-Potassium-Sulfate dans un litre d'eau distillée) chauffée à  $50^{\circ}\text{C}$  et suivie d'une période de séchage de 24 heures. Cette précaution favorise la fixation des coupes sur les lames.

### **Déshydratation des coupes**

Une première déshydratation est obtenue pour l'ensemble des coupes en les laissant à l'air ambiant pendant 24 heures. Par la suite, 50% des lames (une sur deux alternativement) sont passées d'abord dans un bain d'eau distillée durant 20 secondes et, par la suite, successivement environ dix secondes dans une solution d'alcool (éthanol) à 70%, puis dans deux autres à 95%, et enfin dans deux dernières à 100%. Les lames sont ensuite immergées dans une solution d'hydrocarbure benzénique pure (xylène) entre trois et dix minutes afin de procéder à l'éclaircissement du tissu.

Une résine synthétique (Baume d'inclusion, Eukitt) est alors apposée sur les coupes puis recouverte d'une lamelle afin de les sceller. Ce procédé a l'avantage de conserver plus longtemps la qualité originale du marquage fluorescent et de rendre l'observation microscopique plus détaillée et précise.

## **Histologie**

Deux techniques histologiques de contre-coloration sont utilisées dans le but de mettre en évidence divers éléments morphologiques et/ou neurochimiques sur la base de leur propriétés physio-chimiques permettant ainsi la localisation neuroanatomique des différentes structures étudiées et l'identification des types cellulaires.

### **A. Méthode de coloration de Nissl (Violet de Crésyl)**

La méthode de coloration de Nissl permet de mettre en évidence les corps cellulaires par le violet de Crésyl, plus particulièrement les corps de Nissl grâce à leur basophilie. La forte affinité de cette coloration pour la substance de Nissl est rendue possible par le biais de l'ARN ribosomique contenu dans le réticulum endoplasmique rugueux.

Les coupes sont d'abord déposées pour une période de 12 heures dans un bain d'alcool à 95%. Puis, un tannage des coupes est effectué en les immergeant dix minutes dans une solution composée de 10% formol pur et de 90% alcool à 95%. Les coupes sont ensuite déshydratées en les déposant dix secondes dans des bains successifs d'alcool à 70%, à 50% et à 10%, pour finir dans un bain d'eau distillée durant cinq minutes.

Les coupes sont alors déposées entre 45 et 60 minutes dans la solution de violet de Crésyl (1 g de violet de Crésyl / litre d'eau distillée, auquel est ajouté 5 ml d'acide acétique glacial). La différenciation est effectuée en immergeant les lames entre trois à cinq secondes dans les solutions successives suivantes: (1) eau distillée et cinq gouttes d'acide acétique; (2) alcool à 70% et cinq gouttes d'acide acétique; (3) alcool à 95%; (4) alcool à 95%; (5) alcool à 100%.

L'éclaircissement du tissu est ensuite effectué en immergeant les coupes entre 15 et 20 minutes dans du xylène pure avant de procéder au montage des lamelles (décrit précédemment).

### **B. La méthode de Kluver et Barrera**

La méthode de Kluver et Barrera permet de délimiter la fibro-architecture, i.e. de mettre en évidence la myéline par le bleu luxol solide (luxol fast blue) et les corps cellulaires (corps de Nissl) par le violet de Crésyl.

Le bleu luxol solide est une phtalocyanine cuivrique cationique analogue au bleu Alcian; il s'en différencie par sa solubilité dans l'éthanol plutôt que dans l'eau. La coloration de la myéline est due à la captation du colorant par les radicaux anioniques des lipides acides.

Les coupes sont d'abord laissées une semaine dans un bain d'alcool à 95% (lequel est transvidé tous les deux jours). Elles sont ensuite trempées entre 10 et 15 secondes dans de l'alcool à 70% , puis immergées durant 16 à 24 heures dans une solution colorante composée de 1 g de luxol fast blue (MBS) dilué dans un litre d'alcool à 95% auquel est ajouté 5 ml d'acide acétique à 10%. Les coupes sont alors immergées dans de l'alcool à 95% pour éliminer l'excès de colorant durant cinq à dix secondes, puis rincées dans de l'eau distillée pour une période d'une heure.

La différenciation commence par une brève immersion (10 à 20 secondes) dans une solution composée de 0,005% de carbonate de lithium, suivie par deux bains consécutifs d'alcool à 70% jusqu'à la différenciation entre la matière blanche et la matière grise (environ cinq minutes chacune). Les lames sont ensuite lavées dans un bain d'eau distillée durant 30 minutes avant de terminer la différenciation par un passage dans une solution composée d'eau

distillée et de 0,05% de carbonate de lithium (10 à 20 secondes). Les coupes sont alors immergées dans deux bains d'alcool à 70% consécutifs jusqu'à l'obtention d'un fort contraste entre la matière blanche et grise où seule cette première doit rester colorée (deux minutes).

Les coupes sont déposées dans un bain d'eau distillée pour une période de 30 minutes, pour ensuite être immergées dans une solution de violet de Crésyl (décrit précédemment) durant 15 minutes à l'étuve à 40°C. Après une à deux minutes de refroidissement à l'air ambiant, les coupes sont trempées successivement dans les solutions suivantes: (1) eau distillée et cinq gouttes d'acide acétique; (2) alcool à 70% et cinq gouttes d'acide acétique; (3) alcool à 95% et trois gouttes d'acide acétique; et (4) alcool à 100% et trois gouttes d'acide acétique. Enfin, les coupes sont immergées dans du xylène pur entre trois et dix minutes avant de les sceller avec une lamelle.

## **Méthode d'analyse du matériel expérimental**

L'analyse consiste en l'observation des marqueurs neuronaux transportés par voie axonale à partir des sites d'injections et notamment en l'élaboration de cartographies du marquage cellulaire rétrograde au niveau thalamique. Le but est d'effectuer la topographie différentielle des efférences thalamiques visuelles sur les différentes aires corticales visuelles étudiées.

### **Matériel et caractéristiques du marquage fluorescent**

#### **A. Microscope à fluorescence**

Le marquage neuronal fluorescent s'observe en utilisant un microscope à fluorescence Leitz Ploemopack (Dialux 20) équipé de système de filtres de 360 nm (système A) et de 390 nm (système D) permettant de visualiser les marquages cellulaires Fast Blue (FB), Nuclear Yellow (NY) et FluoroGold (FG), et d'un filtre de 550 nm (système N2) pour l'observation du marquage Evans Blue (EB) et Rhodamine- $\beta$ -isothiocyanate (RITC). Les lentilles utilisées (NPL Fluotar) permettent différents agrandissements selon les besoins de l'observation (23,68 X; 37 X; 59,2 X; 93,24 X; 148 X; 370 X; 592 X et 1480 X).

#### **B. Caractéristiques du marquage cellulaire**

Le traceur FB a la propriété de s'accumuler au niveau du corps cellulaire et des dendrites de l'axone rendant ces derniers bleu-vert fluorescent à l'observation auquel s'associe également de nombreuses granulations jaunes lumineuses dans le cytoplasme alors que le noyau apparaît peu ou pas marqué. Il en est de même pour le traceur FG lequel apparaît d'une couleur jaune-doré. Le marqueur NY, pour sa part, s'accumule

presqu'exclusivement au niveau du noyau cellulaire et se caractérise, à l'observation microscopique, par une couleur jaune-argent brillant et par une faible fluorescence cytoplasmique. Les cellules EB montrent une fluorescence rouge homogène et brillante dans l'ensemble du soma. Le marqueur RITC s'accumule au même niveau tout en présentant une fluorescence orange-jaune.

La présence de cellules collatéralisées sur deux sites corticaux étudiées peut être mise en évidence par la combinaison du marquage cellulaire fournie par deux traceurs simultanément. Ce double marquage présente dans la cellule les caractéristiques propres à chacun des traceurs injectés. Ainsi une cellule doublement marquée avec les traceurs FB et NY s'observe avec les systèmes A ou D. Cette cellule présentera un corps cellulaire et des dendrites de couleur bleu fluorescent avec un noyau de couleur jaune argent. Les fluochromes EB et NY s'observent simultanément à l'intérieur d'une même cellule en alternant le filtre N2 et les filtres A ou D révélant les deux traceurs qui émettent à des longueurs d'onde différente. Sur micro-photographie obtenue en double exposition (procédé explicité ultérieurement) cette cellule présente un cytoplasme rouge avec un marquage nucléaire brillant de couleur jaune-argent. Les cellules doublement marquées au FB et EB, ou NY et RITC, ou FB et RITC, ou FG et EB, ou FG et RITC, s'observent de la même manière en alternant les filtres N2 et A ou D où les caractéristiques propres de chacun des traceurs pourront être observées. Les cellules doublement marquées au EB et RITC, ou FG et FB, ne peuvent pas être toutefois mise en évidence étant donné que ces traceurs s'observent avec le même filtre et qu'ils s'accumulent tous dans le soma du neurone rendant difficile, voire impossible, la différenciation du marquage.



### **Localisation des sites d'injection**

Précédant l'analyse du marquage, la localisation précise des sites d'injection s'avère nécessaire. Cette étape est effectuée par visionnement microscopique. La localisation des sites est comparée aux cartes neuroanatomiques de Mucke *et al.* (1982), Palmer *et al.* (1978) et Tusa *et al.* (1981). Seuls les sites d'injection bien situés par rapport à l'objet de la présente recherche seront conservés lors de l'analyse des marquages rétrogrades.

### **Cartographies**

La deuxième étape consiste à faire une cartographie du marquage cellulaire pour une région donnée, notamment ici le thalamus visuel géniculé et extra-géniculé. D'abord, l'image d'une coupe est agrandie grâce à un projecteur (Mascot) à partir duquel une reproduction des détails anatomiques d'une partie de la coupe est effectuée. Les structures étudiées de cette même coupe sont ensuite examinées au microscope à fort grossissement et les observations sont retranscrites directement sur le schéma où un symbole différent identifie les cellules marquées par l'un ou l'autre des traceurs. Une topographie médio-latérale et différentielle des efférences thalamiques (Complexe LP-Pulvinar et LGNd) sur les aires visuelles étudiées peut ainsi être obtenue. L'alignement les uns derrière les autres des schémas d'un même cas permet, en outre, d'obtenir une topographie rostro-caudale.

L'image du champ microscopique peut également être observé par la retransmission de cette image sur un moniteur vidéo (Panasonic, modèle WV-5470) par l'entremise d'une caméra (Panasonic, modèle WV-1900, ou WV-1850) couplée à un correcteur vidéo (JVC, modèle JXC7) pour augmenter la résolution de l'image, le tout sensible à un faible niveau d'éclairage et adapté au microscope. Ce système présente un niveau de résolution élevé quant à la clarté et la précision des marquages d'une coupe.

Une fois cette topographie établie, la localisation précise du marquage observé est effectuée, en fonction de la nomenclature utilisée, en juxtaposant les observations et les schémas avec les coupes contre-colorées lesquelles mettent en évidence les différentes subdivisions thalamiques étudiées.

### **Évaluation de la densité des connexions thalamo-corticales**

La troisième étape a pour objet d'effectuer un dénombrement de la proportion de cellules marquées par rapport aux cellules totales afin d'évaluer la densité des projections de chacune des subdivisions thalamiques sur les aires corticales visuelles étudiées. Cette évaluation comprend trois phases, et ceci, pour chacun des groupes expérimentaux. Pour un groupe donné, le dénombrement est effectué, chez chacun des cas expérimentaux et pour chaque subdivision thalamique, au niveau où la densité du marquage est la plus forte (agrandissement: 370X; surface:  $0,0682 \text{ mm}^2 \times 40 \mu\text{m}$  de section uniformisée en  $\text{mm}^3$ ).

#### **A. Dénombrement des cellules marquées et des cellules totales**

Une région-cible est d'abord localisée et le nombre de cellules marquées est dénombré. Ensuite, la proportion de cellules totales est calculée à partir d'une coupe contre-colorée adjacente en prenant soin d'identifier des points de repère afin de coïncider avec la région-cible dénombrée précédemment. Dans les cas où cette procédure n'est pas possible en raison de divers problèmes méthodologiques (ex.: mauvaise contre-coloration, déchirement du tissu lors du montage, mauvaise déshydratation des coupes, etc.), la densité du marquage est évaluée de façon subjective en comparant les densités observées avec celles pouvant être dénombrées (voir tableau 2). La densité est alors évaluée comme étant nulle jusqu'à très forte.

En outre, les cellules de chaque région-cible sont dénombrées deux fois par deux expérimentateurs, et sans qu'ils se communiquent leurs résultats. La moyenne des quatre mesures ainsi obtenues est ensuite effectuée laquelle est identifiée comme le nombre de cellules marquées ou de cellules totales dans l'espace observé. Ce procédé a pour but de minimiser les biais dans la lecture.

#### **B. Calcul des moyennes pour chaque groupe expérimental**

La deuxième phase consiste à établir la moyenne des résultats obtenus pour chacun des groupes expérimentaux en tenant compte des mêmes subdivisions thalamiques.

#### **C. Calcul du ratio(r) ou de la densité du marquage**

Le rapport du nombre moyen de cellules marquées sur le nombre moyen de cellules totales obtenues pour chaque groupe expérimental fournit le ratio (r) ou la densité du marquage cellulaire pour chacune des structures thalamiques étudiées.

Par souci d'uniformisation entre les données quantitatives et qualitatives, le tableau 2 fournit une qualification de la densité du marquage en fonction des ratios obtenus.

#### **D. Analyse statistique**

L'interprétation des résultats consiste à comparer les données quantitatives ainsi obtenues entre chacun des groupes expérimentaux. Cette comparaison sera effectuée à partir de tests statistiques non-paramétriques de comparaison d'échantillons étant donné la petite taille des échantillons ( $n_1$  et  $n_2$  plus petit ou égal à 8 éléments) (test de Mann-Whitney) (Tong *et al.*, 1984).

Tableau 2

Comparaison entre les ratios obtenus, la densité du marquage cellulaire et des légendes utilisées dans la description, l'analyse et l'interprétation des résultats

r	densité	légende utilisée
0,80 et plus	très forte	*****
0,60 à 0,79	forte	****
0,40 à 0,59	moyenne	***
0,20 à 0,39	faible	**
0,01 à 0,19	très faible	*
0	nulle	—

### **Microphotographies**

La quatrième et dernière étape de l'analyse consiste à la prise de microphotographies de structures et de leur marquage à partir d'une coupe visualisée au microscope. Cette procédure a pour but d'appuyer et de confirmer les observations précédentes. Un appareil microphotographique (modèle Leitz Wild, MPS-51) fixé dans l'oculaire du microscope est relié à un posemètre (modèle Leitz Wild, MPS-45). Ce dernier règle automatiquement l'ouverture du diaphragme et le temps d'exposition en fonction de la luminance du champ microscopique. Lors de la prise de microphotographies d'une cellule doublement marquée, ou de deux traceurs visualisés sous deux filtres différents, une exposition séquentielle en employant deux des filtres (N2 et A ou D) est nécessaire. Le changement de filtre s'effectue manuellement après que la première moitié du temps d'exposition soit écoulée.

## **Chapitre III**

### **Présentation et analyse des résultats**

L'analyse des résultats comprend différentes parties. La première tient compte de la localisation précise des sites d'injection chez chacun des groupes expérimentaux en fonction des cartes neuroanatomiques élaborées par Mucke *et al.* (1982), Palmer *et al.* (1978) et Tusa *et al.* (1981). La deuxième partie de l'analyse porte sur la localisation topographique et différentielle du marquage thalamique géniculé (LGNd) et extra-géniculé (Complexe LP-Pulvinar) suivant l'injection des traceurs fluorescents dans les différentes aires corticales étudiées (17/18, PMLS, PLLS et AEV). Cette partie se subdivise en trois sections relatives aux marquages thalamiques observés chez le chat adulte, le chaton normal et le chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles.

Pour chacun des groupes, l'analyse du marquage thalamique se structure de la façon suivante:

- A. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle 17/18;
- B. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PMLS;
- C. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PLLS;
- D. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle AEV;
- E. Distribution différentielle des projections thalamo-corticales; et
- F. Projections thalamo-corticales collatéralisées.

La densité du marquage calculée ou estimée ainsi que les microphotographies viennent qualifier et confirmer les observations.

### **Localisation des sites d'injections**

La délimitation précise des sites d'injections (localisation et étendue du site) s'avère une étape nécessaire afin de permettre l'analyse subséquente du marquage rétrograde.

#### **Chats adultes**

Dans le cas C206, le site d'injection FB est localisé adéquatement dans la matière grise de l'aire PLLS, bien qu'il se situe quelque peu en surface. L'injection de NY dans PMLS est bien délimitée à cette aire.

Dans le cas C227, l'injection effectuée dans AEV est bien située dans le flanc ventral de cette aire mais présente une légère invasion de la matière blanche adjacente. L'injection du traceur EB dans PMLS est localisée au niveau de la pointe du sulcus et l'étendue du site envahit superficiellement la matière blanche ainsi que le gyrus suprasylvien (aire 7). Le site d'injection de EB dans PLLS est en partie bien situé mais il s'étend jusqu'à l'intérieur de l'aire VLS et de la matière blanche adjacente. Ainsi, les injections de EB sont inadéquates pour les fins de cette recherche. En ce qui concerne l'aire 17/18, elle montre une localisation adéquate de l'injection du traceur FB restreinte à la matière grise.

Le cas C230 montre un marquage NY situé adéquatement en surface dans le flanc dorso-latéral de AEV, région impliquée également dans le processus visuel (Olson et Graybiel, 1983, 1987). Le FB se localise adéquatement dans PMLS ainsi que le traceur EB dans l'aire 17/18.

Dans le cas C246 (figure 2a), l'injection de RITC est restreinte à l'aire 17/18 (figure 2b) ainsi que le site d'injection de FB dans PMLS (figure 2c). L'injection de EB est

également bien située dans PLLS. L'injection du marqueur NY dans AEV se situe adéquatement dans le flanc ventral et se limite à la matière grise.

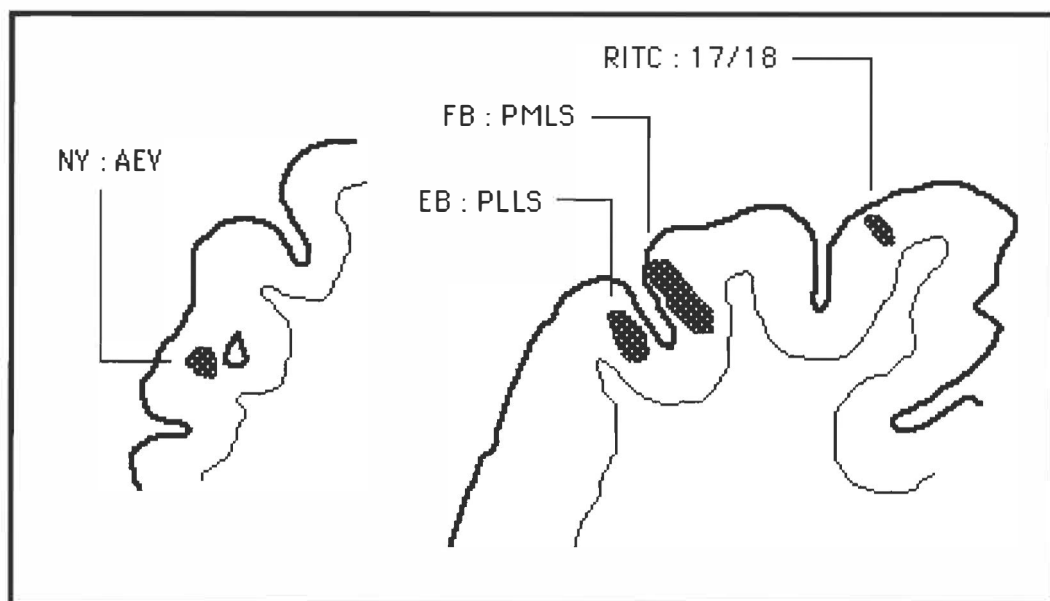


Fig. 2a - Représentations schématiques en coupes frontales des sites d'injection dans le cas C246: NY dans l'aire AEV, FB dans PMLS, EB dans PLLS et RITC dans 17/18.

De façon générale, chez le chat adulte, les injections effectuées dans l'aire 17/18 sont toutes bien localisées dans la matière grise du site visé. Les sites d'injection dans l'aire PMLS sont adéquats avec une invasion toutefois de l'aire VLS chez un d'entre eux. En ce qui concerne les injections dans l'aire PLLS, leur localisation se restreint à cette aire sauf pour un cas où l'analyse montre une invasion de l'aire VLS et de la matière blanche. Les sites d'injection dans l'aire AEV sont bien localisés pour l'ensemble des cas (niveau dorsal et/ou ventral). Le tableau 3 résume les cas d'injections qui seront retenus pour l'analyse en fonction de la conformité des sites d'injection.



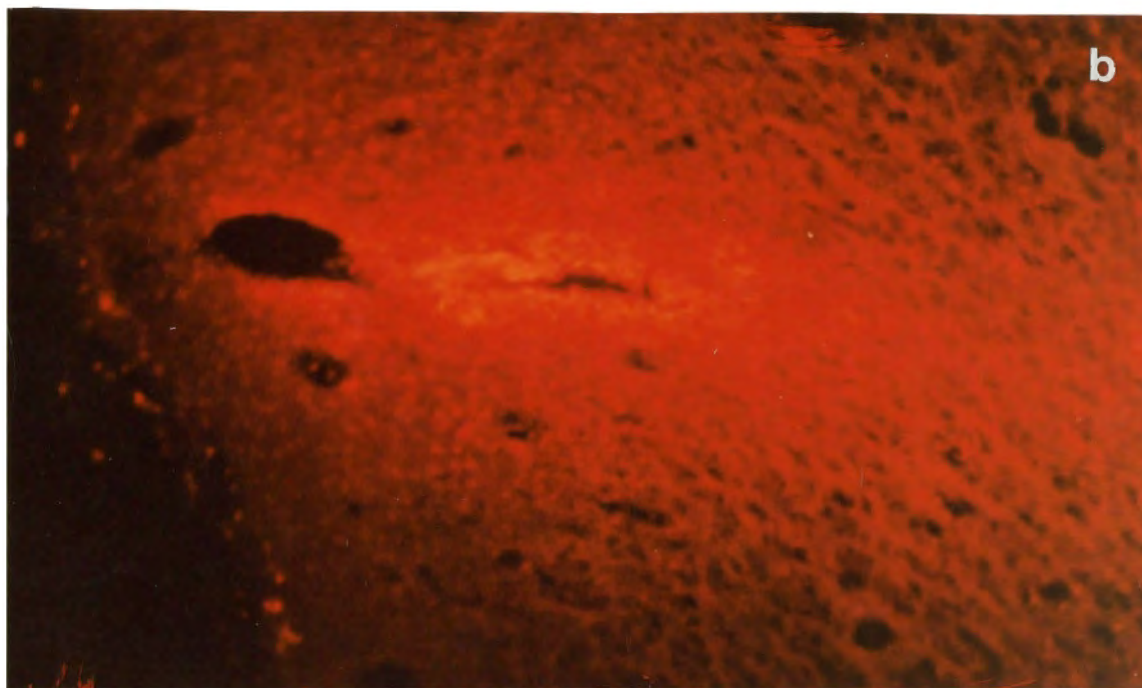


Fig. 2b - Reproduction d'une microphotographie montrant le site d'injection du traceur RITC l'aire 17/18 dans le cas C246 (59,2 X).

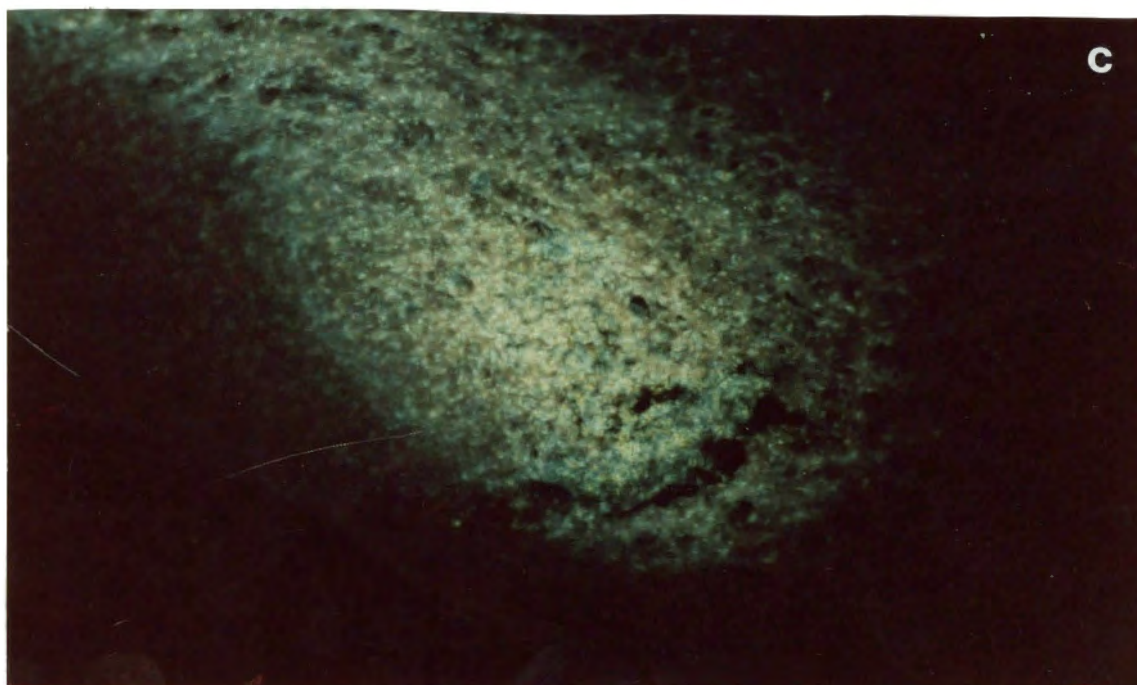


Fig. 2c - Reproduction d'une microphotographie montrant l'étendue du site d'injection du traceur FB dans l'aire PMLS dans le cas C246 (59,2 X).

Tableau 3  
Sites d'injection adéquats pour chacun  
des cas du groupe 1 (chats adultes)<sup>1</sup>

No identification	hémisphère		aires corticales visuelles			
	gauche	droit	17/18	PMLS	PLLS	AEV
C206	X		--	NY	FB	--
C227	X		FB	-/-	-/-	NY
C230	X		EB	FB	--	NY
C246	X		RITC	FB	EB	NY

<sup>1</sup>Les tirets(-- ) indiquent l'absence d'injection de traceurs.

Les tirets avec une barre(-/-) indiquent que les données relatives à ce site d'injection ne seront pas retenues pour l'analyse compte tenu d'une mauvaise localisation des injections.

### **Chatons**

Dans le cas CH249, l'ensemble des injections effectuées sont bien localisées et restreintes aux aires visées soit: RITC dans l'aire 17/18, FB dans PMLS, EB dans PLLS et NY dans AEV. En ce qui concerne ces deux dernières régions, les injections s'étendent jusqu'à la matière blanche adjacente.

Dans le cas CH251, la localisation des sites d'injection est la suivante: dans l'aire 17/18, le marqueur RITC injecté est bien situé et circonscrit à cette aire ainsi que le NY dans PMLS; l'injection de EB dans PLLS est quelque peu restreinte et trop latérale. En ce qui concerne l'injection de FB, elle est trop supérieure et montre plutôt une invasion de l'aire AEV dorsale supérieure, une aire non-visuelle (Olson et Graybiel, 1983, 1987).

Le cas CH255 montre des sites d'injection bien localisés et circonscrits aux aires visées. Aussi, l'injection de RITC est restreinte à l'aire 17/18, celle de FB à PMLS, celle de EB à PLLS et celle de NY à AEV ventrale.

Dans le cas CH257, le site d'injection du traceur FB est restreint à l'aire AEV et se situe adéquatement dans son flanc ventral. L'injection de EB dans PLLS est également bien située. En ce qui concerne les autres sites d'injection, la présence d'un oedème rend difficile leur localisation précise bien que chacun d'eux semble se limiter aux aires visées. En effet, une forte densité des traceurs injectés y est observée dans les régions avoisinantes soit: NY dans l'aire 17/18 et RITC dans PMLS. Toutefois les données issues de ce chaton en relation avec ces aires ne seront pas comptabilisées étant donné l'impossibilité de préciser les sites d'injection.

Le cas CH266 présente une injection de NY bien située dans l'aire 17/18. Le traceur FB injecté dans PMLS est bien localisé alors que l'injection de EB dans PLLS montre une invasion du gyrus dont la position correspond à l'aire DLS.

De façon générale, chez les chatons, les sites d'injection dans les aires 17/18 et PMLS sont tous bien localisés et se limitent à la région visée sauf pour un cas où la présence d'un oedème rend impossible la délimitation des sites. En ce qui concerne l'aire PLLS, trois cas sur cinq présentent des sites d'injection adéquats alors que deux cas présentent un site plus latéral dans le gyrus suprasylvien (aire DLS) avec une invasion moins dense de l'aire visée. En ce qui a trait aux injections dans AEV, trois cas sur quatre sont bien situés dans le flanc ventral de cette aire et un cas se situe préférentiellement dans son flanc dorsal supérieur considéré comme une aire non-visuelle. Le tableau 4 résume les données retenues pour l'analyse dans le cas des chatons.

Tableau 4  
Sites d'injection adéquats pour chacun  
des cas du groupe 2 (chatons)<sup>1</sup>

No identification	hémisphère		aires corticales visuelles			
	gauche	droit	17/18	PMLS	PLLS	AEV
CH249	X		RITC	FB	EB	NY
CH251	X		RITC	NY	-/-	-/-
CH255	X		RITC	FB	EB	NY
CH257	X		-/-	-/-	EB	FB
CH266	X		NY	FB	-/-	—

<sup>1</sup>(--) : absence d'injection de traceurs

(-/-) : les données relatives à ce site ne seront pas retenues lors de l'analyse compte tenu  
une mauvaise localisation des sites d'injection.

### **Chats adultes ayant subi des lésions corticales postnatales**

Dans le cas CHC247, toutes les injections effectuées dans l'hémisphère controlatéral aux sites des lésions sont bien situées et restreintes aux aires visées : NY dans 17/18, FB dans PMLS et FG dans PLLS. Les injections du traceur rétrograde EB dans les régions environnantes aux sites des lésions sont bien localisées dans l'aire 17/18 ainsi que dans l'aire PMLS. L'injection effectuée dans l'aire PLLS est toutefois quelque peu latérale et elle montre une invasion des aires PLLS et 20b.

Dans le cas CHC250, les sites d'injection dans les aires controlatérales aux sites des lésions sont également restreints aux aires étudiées: NY dans l'aire 17/18, FB dans PMLS et EB dans PLLS.

Le cas CHC258, où des lésions massives et bilatérales des aires 17, 18 et 19 ont été effectuées à l'âge de trois jours, présente une injection adéquate de NY dans l'aire AEV. L'injection de FB dans l'aire PMLS est restreinte à cette aire ainsi que celle de EB dans PLLS.

De façon générale, chez les chats adultes ayant subi des lésions postnatales de certaines aires visuelles, les injections effectuées dans les aires controlatérales à l'hémisphère lésé sont toutes bien localisées et circonscrites à la matière grise des régions visées (tableau 5). En ce qui concerne les injections de traceurs fluorescents dans les zones corticales ipsilatérales aux sites des lésions, les sites localisés dans les aires 17/18, PMLS et AEV sont tous adéquats. Les deux cas où des injections ont été effectuées dans l'aire PLLS, un seul présente une injection adéquate alors que l'autre est quelque peu médiane créant à la fois une invasion de l'aire PLLS et de DLS (tableau 6). Toutefois, l'aire DLS est considérée comme une aire visuelle et compte tenu que dans ce cas expérimental (CHC247), les aires visuelles ipsilatérales aux sites des lésions ont tous reçu des injections du même traceur (EB) dans le but d'observer d'éventuelles projections aberrantes des noyaux thalamiques sur les aires visuelles corticales controlatérales suivant des lésions, ce site sera retenu pour l'analyse.

Tableau 5

Sites d'injection adéquats pour chacun des cas du groupe 3 (chats adultes ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles: injections dans les aires controlatérales aux lésions)<sup>1</sup>

No identification	hémisphère		aires corticales visuelles			
	gauche	droit	17/18	PMLS	PLLS	AEV
CHC247		X	NY	FB	FG	–
CHC250		X	NY	FB	EB	–

<sup>1</sup>Les tirets (--) indiquent une absence d'injection de traceurs

Tableau 6

Sites d'injection adéquats pour chacun des cas du groupe 3 (chats adultes ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles: injections dans les aires ipsilatérales aux lésions)<sup>1</sup>

No identification	hémisphère		aires corticales visuelles			
	gauche	droit	17/18	PMLS	PLLS	AEV
CHC258	X		--	FB	EB	NY
CHC247	X		EB	EB	-/-	–

<sup>1</sup>(--) : absence d'injection de traceurs

(-/-) : les données relatives à ce site ne seront pas retenues lors de l'analyse compte tenu d'une mauvaise localisation des sites d'injection.

## **Distribution des projections thalamo-corticales**

### **Chats adultes**

Suivant l'injection chez le chat adulte de différentes combinaisons de traceurs dans les aires corticales visuelles étudiées, un marquage cellulaire rétrograde est observé au niveau de plusieurs noyaux ou subdivisions thalamiques ipsilatérales au site d'injection. Dans tous les cas, aucun marquage n'est observé au niveau thalamique controlatéral aux sites des injections. Le tableau 7 (p. 62) fournit un résumé des localisations et densités de marquage neuronal au niveau thalamique suivant l'injection des traceurs rétrogrades dans les aires visuelles étudiées chez le chat adulte.

#### **A. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle 17/18**

L'injection, chez le chat adulte, de traceurs fluorescents dans la région bordant les aires 17 et 18 produit, dans le LGNd, un marquage cellulaire ayant une distribution antéro-postérieure caractérisée par un déplacement dorso-ventral de la localisation du marquage. Ainsi, au niveau antérieur, les cellules marquées sont principalement situées médialement dans la couche laminaire A ( $r=0,47$ ) pour envahir, plus postérieurement, la couche A1 avec une localisation médiane dans cette subdivision du LGNd ( $r=0,49$ ). Caudalement, la distribution du marquage est située dans la couche C1-C3 ( $r=0,66$ ) (figure 3). Postérieurement, quelques cellules du MIN ( $r=0,36$ ) présentent les caractéristiques du marqueur injecté préalablement dans l'aire 17/18 (figure 4). La figure 5 fournit une représentation schématique de cette distribution dans un des cas expérimentaux.

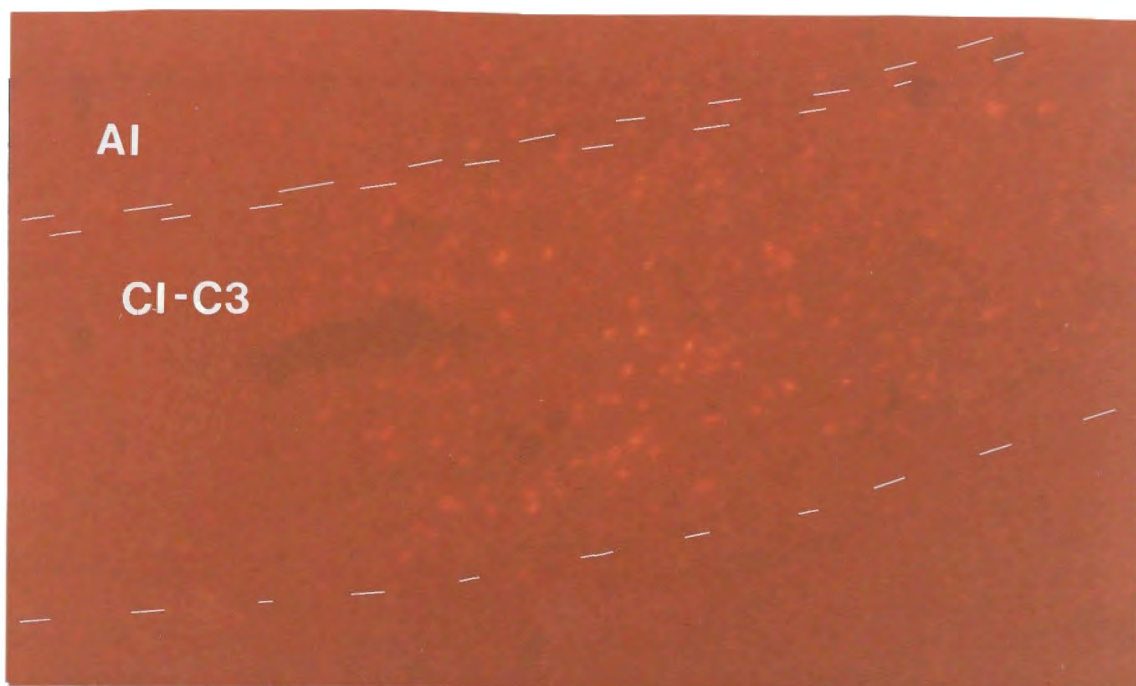


Fig. 3 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au RITC dans C1-C3 suivant l'injection de ce traceur rétrograde dans l'aire 17/18 du cas C246 (59,2 X).

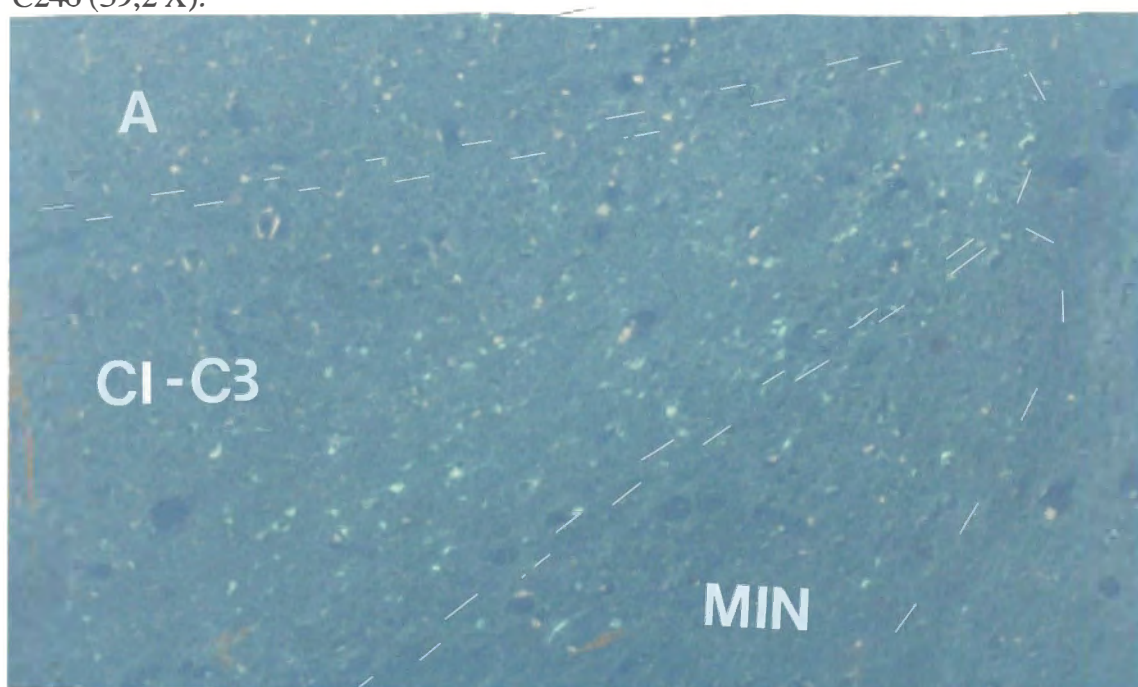


Fig. 4 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au traceur FB dans le MIN et dans la couche C1-C3 du LGNd chez le chat C227 suivant l'injection du traceur dans 17/18 (59,2 X).



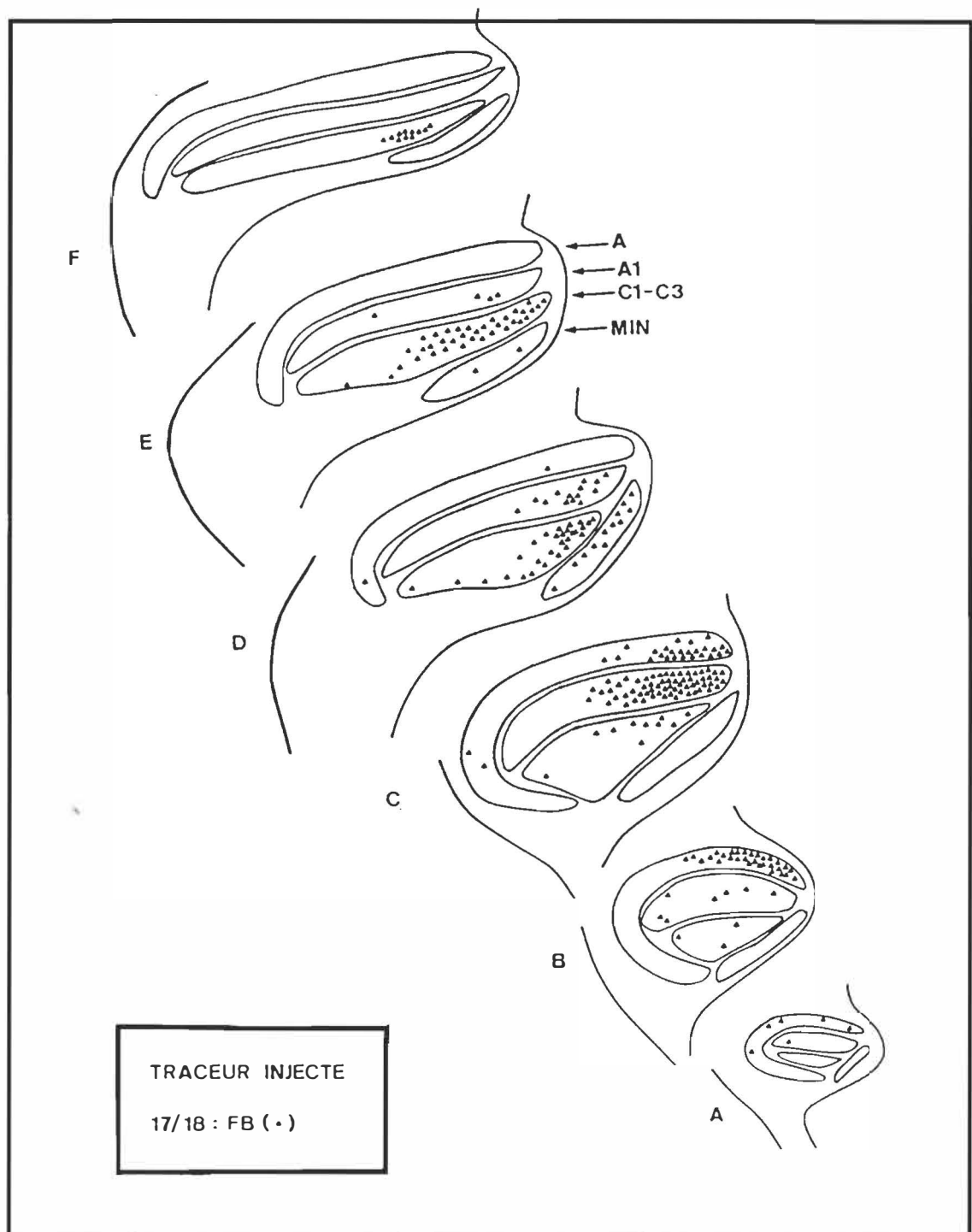


Fig. 5 - Représentation schématique de la distribution rostro-caudale (A-F) du marqueur FB dans les différentes couches laminaires (A, A1, C1-C3) du LGNd et dans le MIN suivant l'injection du traceur FB dans l'aire 17/18 ipsilatérale d'un chat adulte (C227).

En ce qui concerne les projections du noyau Pulvinar sur l'aire 17/18, quelques cellules marquées sont observées en faible densité ( $r=0,27$ ) à la limite latéro-ventrale de ce noyau thalamique.

Quant au Complexe LP, les résultats démontrent que seule la subdivision latérale (LPI) présente des cellules marquées suite à l'injection de traceurs rétrograde dans l'aire 17/18 et ceci en forte densité ( $r=0,79$ ). De plus, le marquage s'observe principalement dans la zone ventrale et médiane de cette subdivision (figure 6).

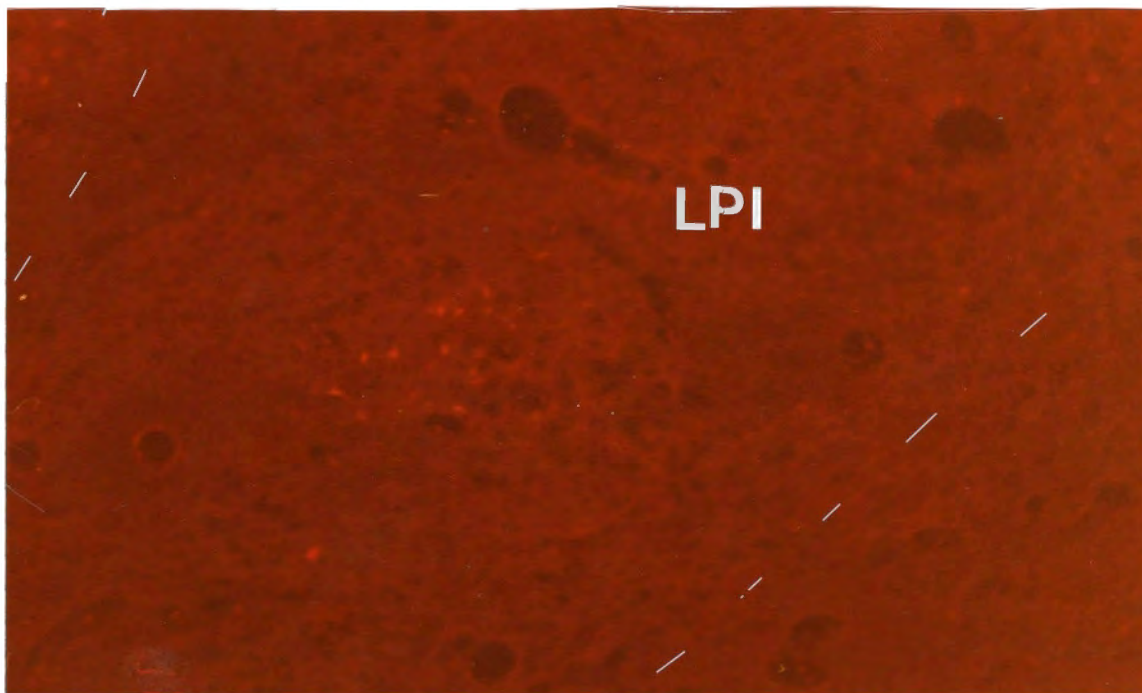


Fig. 6 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au RITC dans LPI ventral suivant l'injection du traceur dans l'aire 17/18 chez le chat adulte C246 (59,2 X).

### **B. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PMLS**

Suivant l'injection de traceurs fluorescents dans l'aire PMLS chez le chat adulte, un marquage cellulaire rétrograde très restreint est observé au niveau de LGNd ipsilatéral. Seules quelques cellules marquées sont présentes dans la couche laminaire C1-C3 ( $r=0,09$ ) ainsi qu'au niveau du MIN ( $r=0,09$ ).

Les projections du noyau Pulvinar sur l'aire PMLS sont toutefois plus importantes. Dans tous les cas, la limite latérale de ce noyau montre plusieurs cellules marquées au traceur injecté dans PMLS ( $r=0,31$ ).

En ce qui concerne le Complexe LP, un marquage de faible densité s'observe dans LPI ( $r=0,25$ ) et se situe principalement au niveau ventral bien que le marquage s'étende plus dorsalement dans certains cas. L'étendue du marquage s'observe au-delà de la limite médiane de LPI et présente, en faible densité, quelques cellules dans LPi latérale (Figure 7).

### **C. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PLLS**

Suivant l'injection de traceurs dans l'aire PLLS chez le chat adulte, un marquage cellulaire rétrograde est observé essentiellement au niveau du n.LP. En aucun cas, le LGNd, le Pulvinar, ni le MIN ne présentent de projections efférentes à cette aire chez ce groupe.

La plus forte densité de marquage s'observe à la limite médiane de LPi ( $r=0,59$ ). La distribution de ce marquage s'étend dorso-ventralement dans une position médio-latérale bordant la limite LPi/LPm (figure 8). Plus médialement, quelques cellules sont observées dans LPm latéral ( $r=0,19$ ).

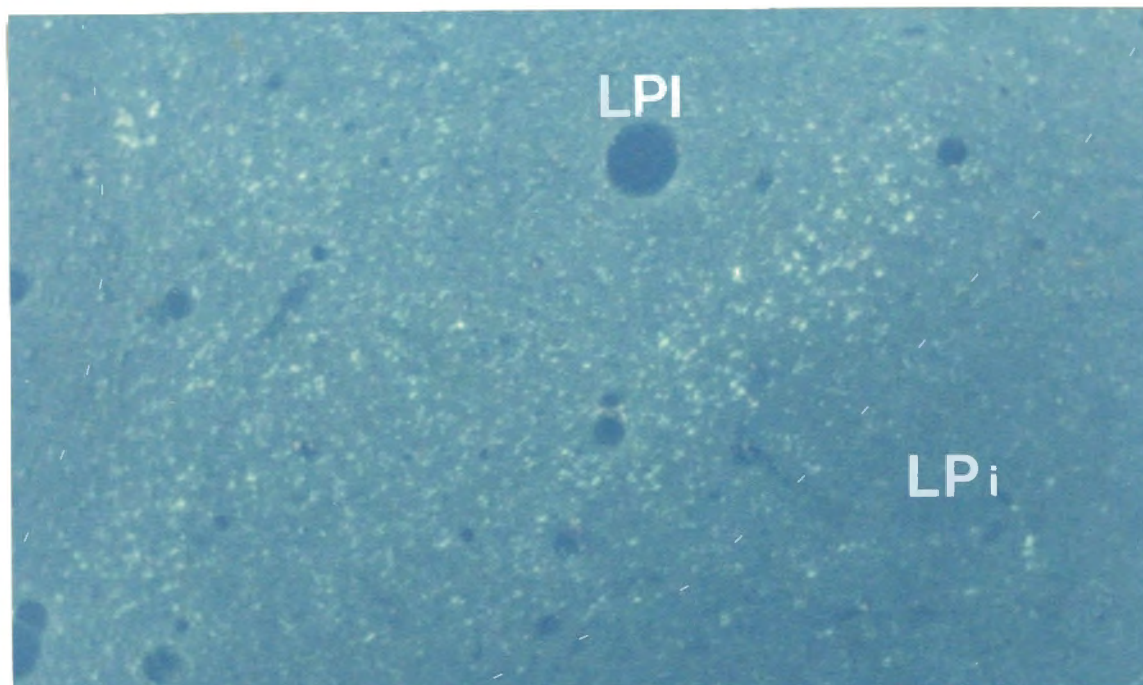


Fig. 7 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au NY dans LPI ventral et certaines cellules marquées dans LPi suivant l'injection du traceur dans l'aire PMLS (C206) (59,2 X).

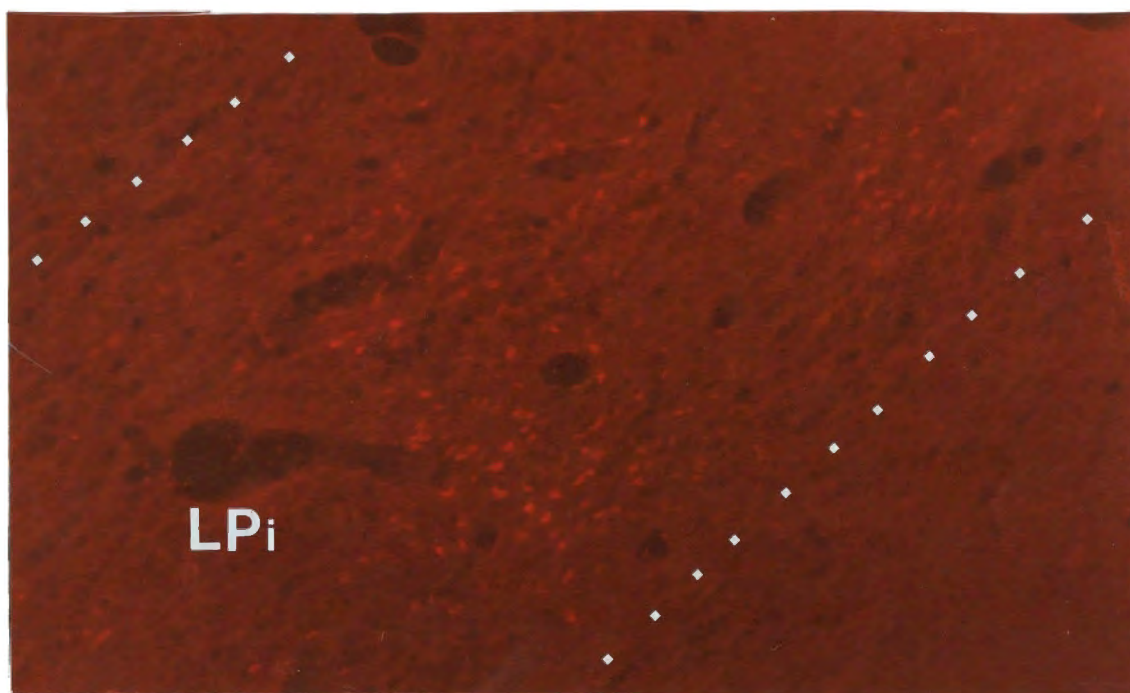


Fig. 8 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au EB dans LPi et s'étendant jusqu'à la limite latérale de LPm suivant l'injection du traceur dans l'aire PLLS (C246) (59,2 X).

#### **D. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle AEV**

Les résultats chez le chat adulte mettent en évidence que les efférences thalamiques sur AEV, suite à l'injection de marqueurs fluorescents rétrogrades dans cette aire visuelle, ont pour principale origine la zone médiane du noyau latéral postérieur (LPm). Une bande dorso-ventrale et d'orientation médio-latérale de marquage de densité moyenne mais non-uniforme ( $r=0,63$ ) est observée de la limite LPi/LPm à LPm médian. Plus latéralement, quelques cellules marquées sont observées dans la partie médiane de LPi ( $r=0,18$ ) (figure 9).

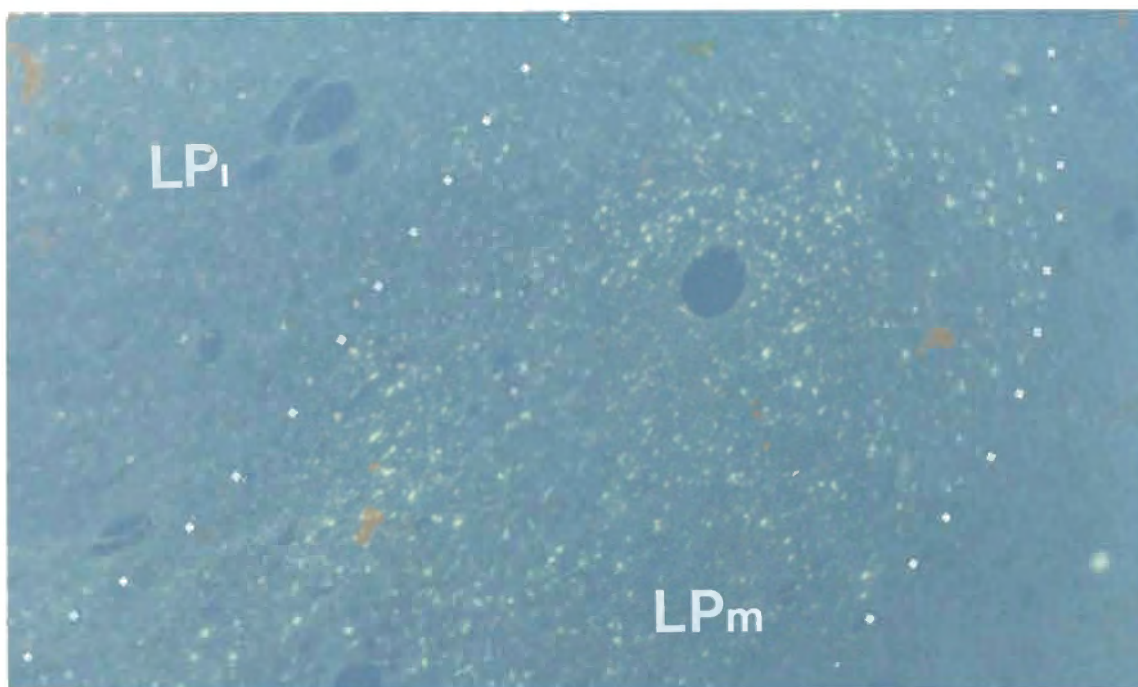


Fig. 9 - Reproduction d'une microphotographie mettant en évidence les cellules marquées au traceur NY et montrant les zones de densité plus forte dans LPm suivant l'injection du traceur dans l'aire AEV chez le chat adulte C227 (59,2 X).

#### **E. Distribution différentielle des projections thalamo-corticales**

La distribution des connexions thalamo-corticales géniculées et extra-géniculées chez le chat adulte montre une arborisation différentielle sur les aires corticales étudiées.

D'une part, suivant l'injection de différents traceurs rétrogrades fluorescents dans les aires visuelles 17/18 et PMLS, un marquage prédominant est observé dans les subdivisions LPI et LPi latérale. D'autre part, un marquage préférentielle est observé dans les subdivisions LPi médian et LPm suivant des injections dans les aires PLLS et AEV. Les représentations schématiques suivantes (figure 10 à 13) donnent un aperçu de la localisation du marquage dans différents cas expérimentaux.

Une nette différenciation entre les cellules du n.LP projetant à AEV et à 17/18 (figure 10) ou à AEV et à PMLS (figure 11a-b) est observée alors que cette différenciation devient beaucoup moins nette en ce qui concerne les projections aux aires PLLS et AEV (figure 12a-d) ou 17/18 et PMLS (figure 13 où le marquage de différents traceurs injectés dans PLLS et AEV peut également être observé).

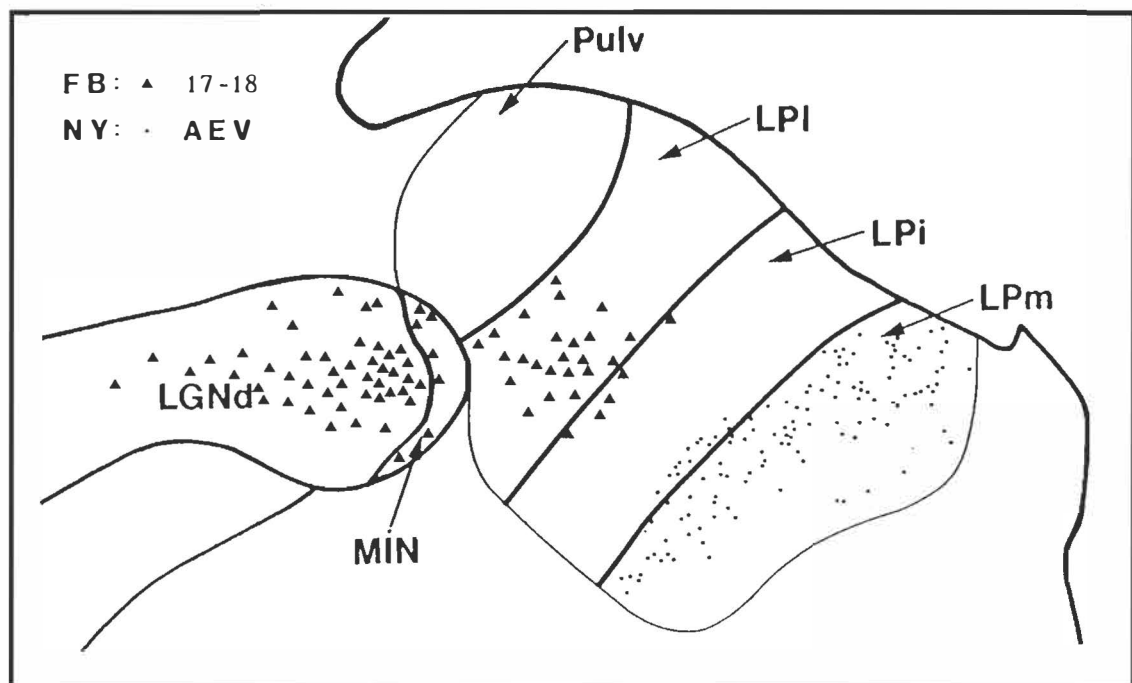


Fig. 10 - Reproduction schématique de la distribution du marquage dans le n.LP suivant l'injection de traceurs fluorescents dans 17/18 et AEV dans le cas C227.





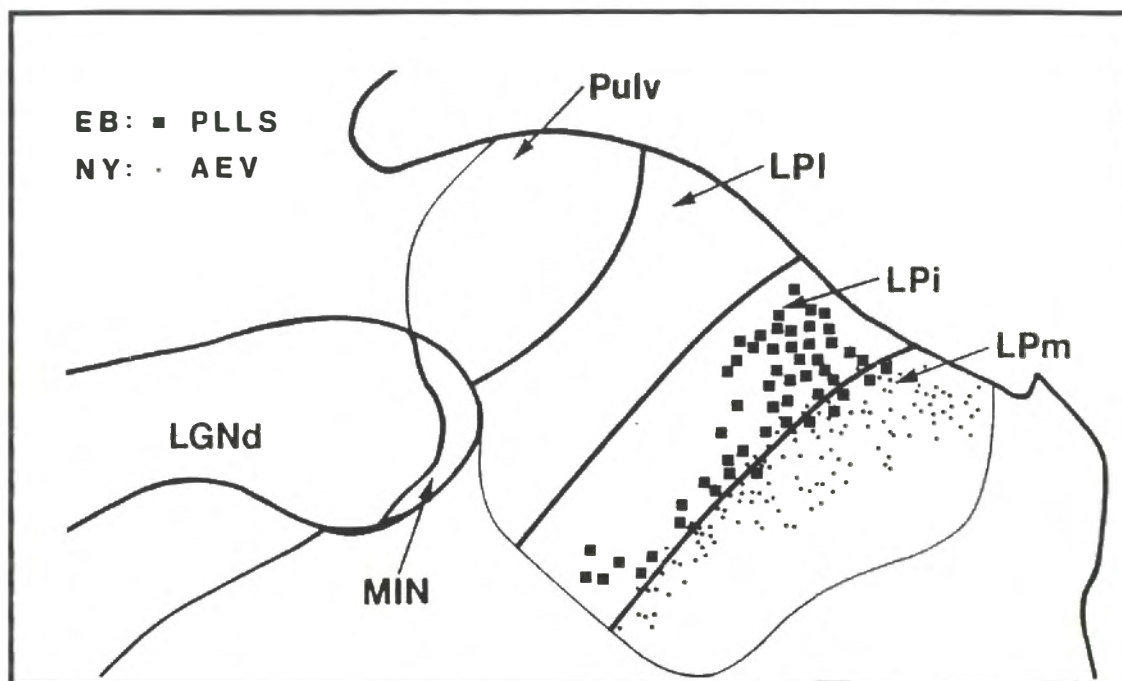


Fig. 12a - Reproduction schématique de la distribution du marquage de différents traceurs préalablement injectés dans PLLS et AEV au niveau du n.LP dans un des cas expérimentaux (C246).

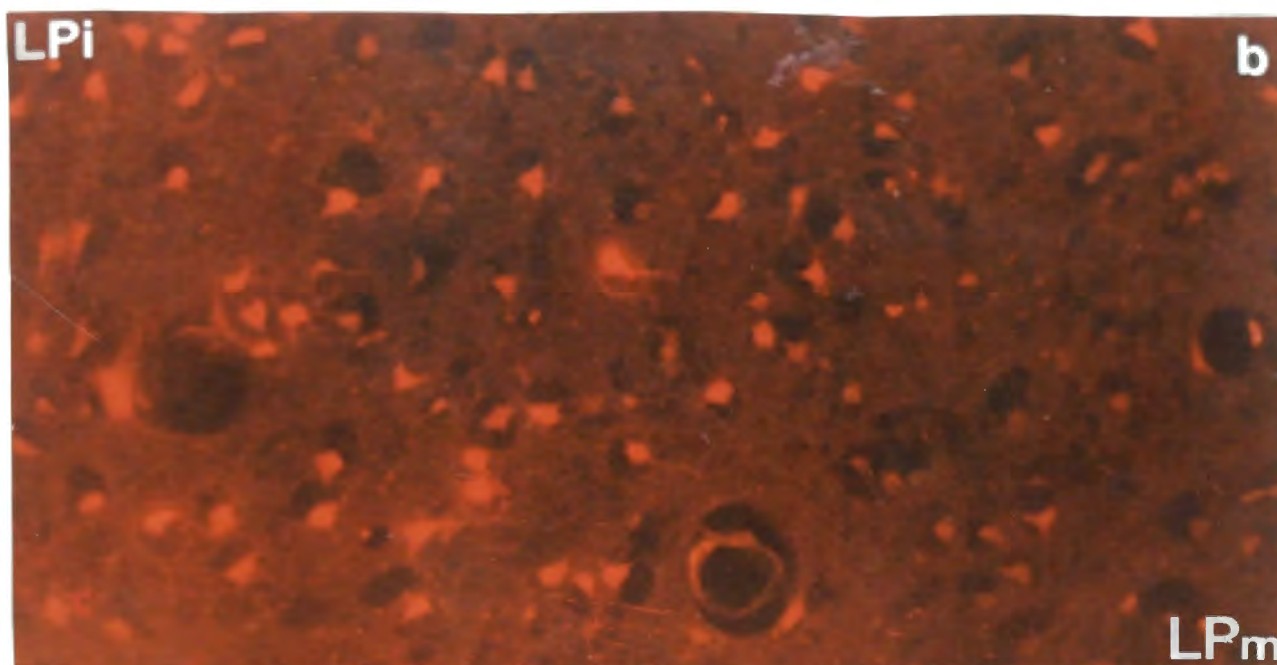


Fig. 12b - Reproduction d'une microphotographie mettant en évidence des cellules marquées à la limite LPI/LPm suivant l'injection du traceur EB dans l'aire PLLS (C246) (93,24 X).



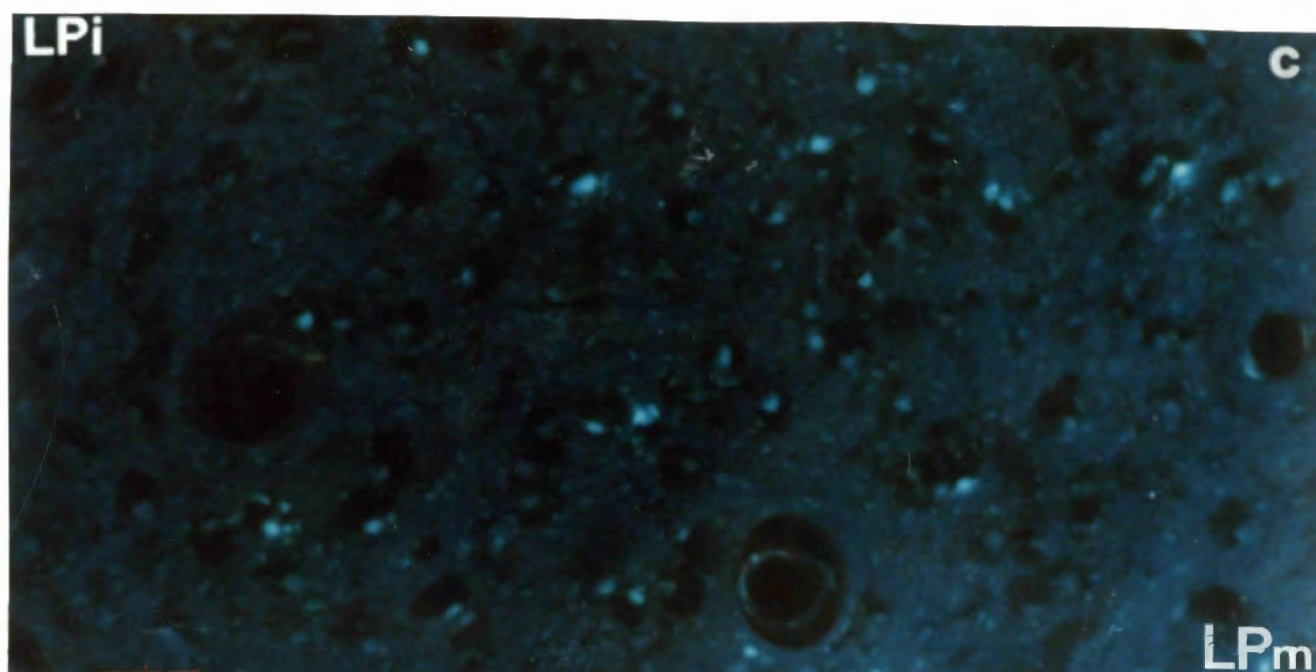


Fig. 12c - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées à la limite LPi/LPm suivant l'injection du traceur NY dans AEV (C246) (93,24 X).

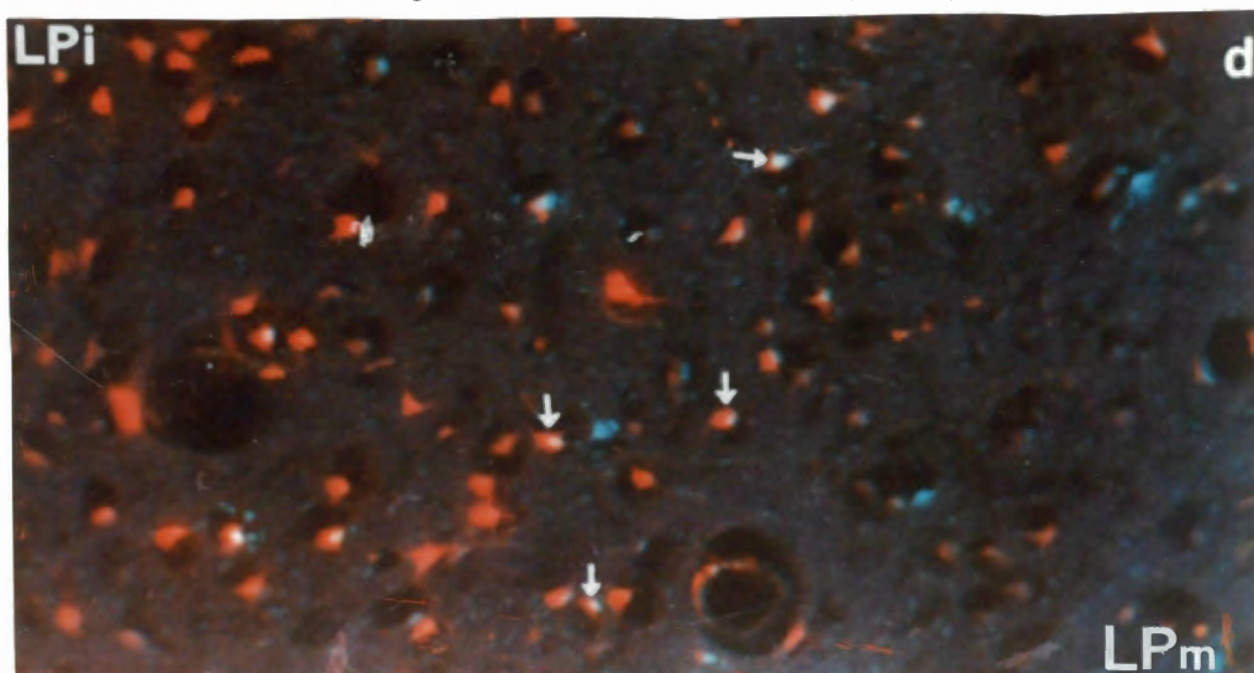


Fig. 12d - Reproduction d'une microphotographie en double exposition montrant des cellules ayant des projections sur PLLS (EB) (12b) et sur AEV (NY) (12c); les flèches indiquent la présence de cellules doublement marquées indicatives de projections collatéralisées sur AEV et PLLS (C246) (93,24 X).

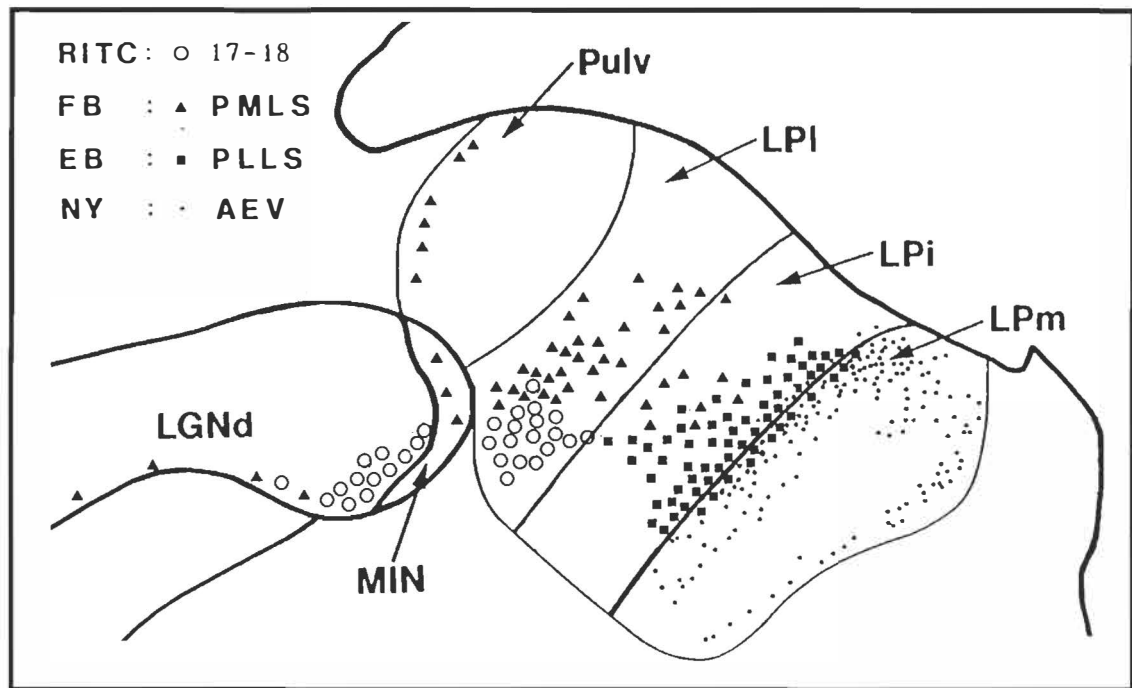


Fig. 13 - Représentation schématique de la distribution du marquage neuronal au niveau du n.LP dans le cas C246 où des traceurs différents ont été injectés simultanément dans les aires visuelles 17/18, PMLS, PLLS et AEV.

#### **F. Projections thalamo-corticales collatéralisées**

Suivant l'injection de différents traceurs fluorescents dans les aires corticales visuelles étudiées, plusieurs sous-divisions thalamiques présentent des cellules doublement marquées indicatives de projections collatéralisées sur au moins deux sites corticaux.

Ainsi, au niveau ventral de la sous-division LPI, plusieurs cellules présentent des collatérales à la fois sur les aires 17/18 et PMLS. Des cellules doublement marquées suite à l'injection de traceurs dans les aires PLLS et AEV sont également observées à la limite LPi/LPm.

En ce qui concerne les autres régions thalamiques, le Pulvinar au niveau ventral présente quelques efférences collatéralisées sur les aires 17/18 et PMLS, ainsi que la couche

laminaire C1-C3 du LGNd et le MIN sur ces mêmes régions corticales. La représentation schématique suivante donne un aperçu de la localisation des cellules collatéralisées observées au niveau thalamique suivant l'injection de différents traceurs dans les aires corticales étudiées (figure 14).

Le tableau 7 donne un résumé des localisations et des densités du marquage thalamique suivant l'injection des différents traceurs rétrogrades dans les aires corticales visuelles étudiées chez le chat adulte.

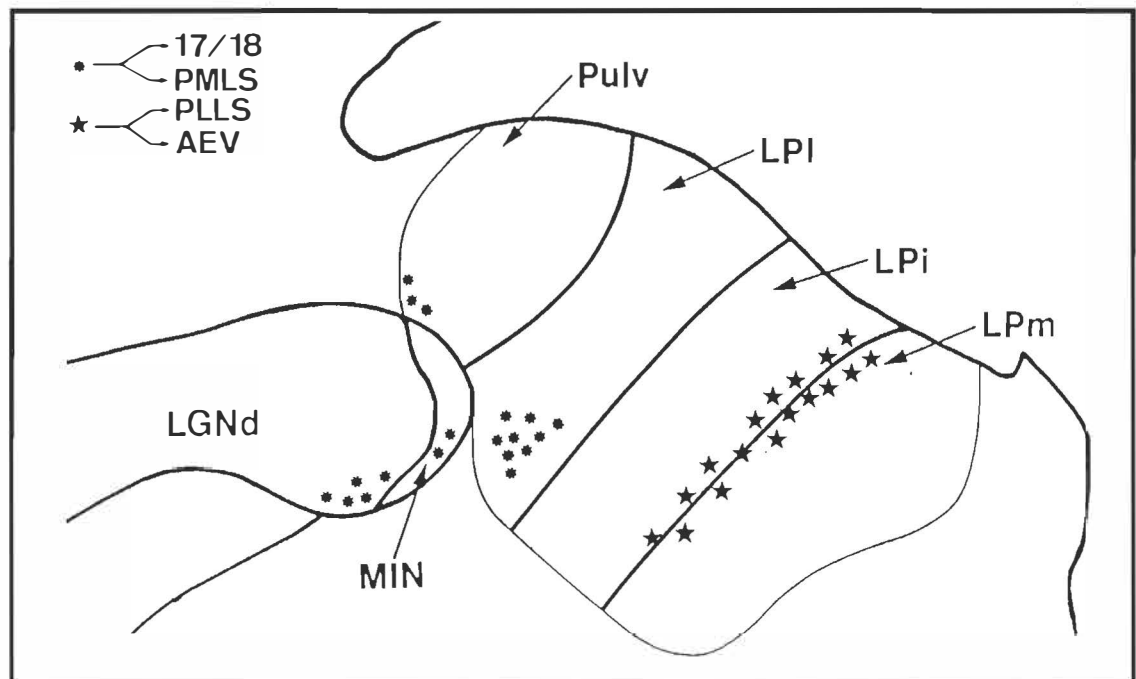


Fig. 14 - Représentation schématique de la localisation des cellules doublement marquées observées au niveau thalamique suivant l'injection de différents traceurs fluorescents dans les aires corticales étudiées chez le chat adulte.

Tableau 7

Localisations et densités du marquage neuronal au niveau  
thalamique suivant l'injection des traceurs rétrogrades  
dans les aires visuelles étudiées chez le chat adulte

subdivision thalamique	cellules totales mm <sup>3</sup>	aires corticales visuelles			
		17/18	PMLS	PLLS	AEV
A	714,81	0,47	---	---	---
A1	612,17	0,49	---	---	---
C1-C3	511,45	0,66	(0,09)	---	---
MIN	478,45	0,36	(0,09)	---	---
Pulv	595,31	0,27	0,31	---	---
LPI	606,89	0,79	0,25	---	---
LPi	573,75	---	**	0,59	(0,18)
LPm	653,52	---	---	0,19	0,63

Les chiffres entre parenthèses indiquent que ces ratios sont obtenus à partir d'un nombre restreint de données.

\*\* : ratio non-calculé et évalué subjectivement: densité faible.

--- : aucun marquage cellulaire rétrograde observé.

## **Chatons**

Dans tous les cas du groupe expérimental de chatons normaux, le marquage rétrograde au niveau thalamique se situe uniquement dans le thalamus ipsilatéral aux injections des traceurs fluorescents dans les aires corticales étudiées. Le tableau 8 (p.74) fournit un résumé des localisations et des densités du marquage neuronal au niveau thalamique suivant l'injection des traceurs rétrogrades dans les aires visuelles étudiées chez le chaton.

### **A. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle 17/18**

Chez le chaton, l'injection de différents traceurs à la limite des aires 17/18 produit un marquage cellulaire très dense au niveau du LGNd. La localisation de ce marquage dans l'axe rostro-caudal suit une distribution dorso-ventrale (figure 15). Ainsi, au niveau antérieur, la couche laminaire A présente une forte densité de cellules marquées ( $r=0,70$ ) alors qu'au niveau plus postérieur, de nombreuses cellules marquées sont observées dans la couche A1 ( $r=0,69$ ) (figure 16). A l'extrémité caudale, seule la couche C1-C3 présente une arborisation de densité moyenne sur l'aire 17/18 ( $r=0,42$ ). A ce dernier niveau, quelques cellules du MIN se projettent sur cette aire ( $r=0,34$ ).

En ce qui concerne le Pulvinar, seules quelques cellules marquées ont été observées latéralement dans ce noyau ( $r=0,04$ ). Au niveau du n.LP, la plus grande proportion de cellules marquées se situe dans la LPI et ceci surtout au niveau ventral en forte densité ( $r=0,77$ ) (figure 17). Une faible densité de la distribution s'étend également au-delà de la limite LPI/LPi pour envahir LPi au niveau latéro-ventral ( $r=0,16$ ).

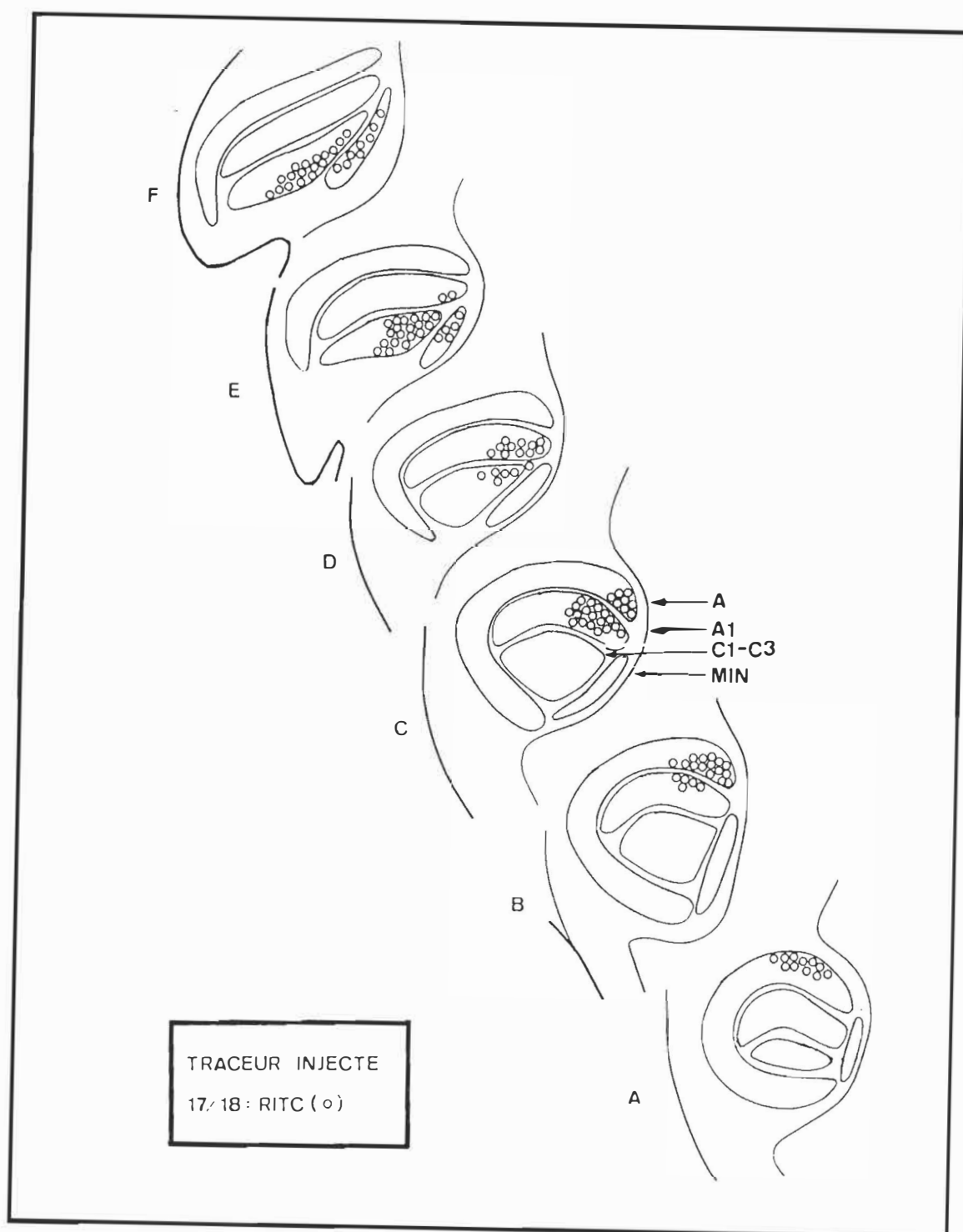


Fig.15 - Représentation schématique de la distribution rostro-caudale (A-F) du marqueur RITC dans les différentes couches laminaires (A, A1, C1-C3) du LGNd et dans le MIN suivant l'injection du traceur dans l'aire 17/18 ipsilatérale chez un chaton (CH249).

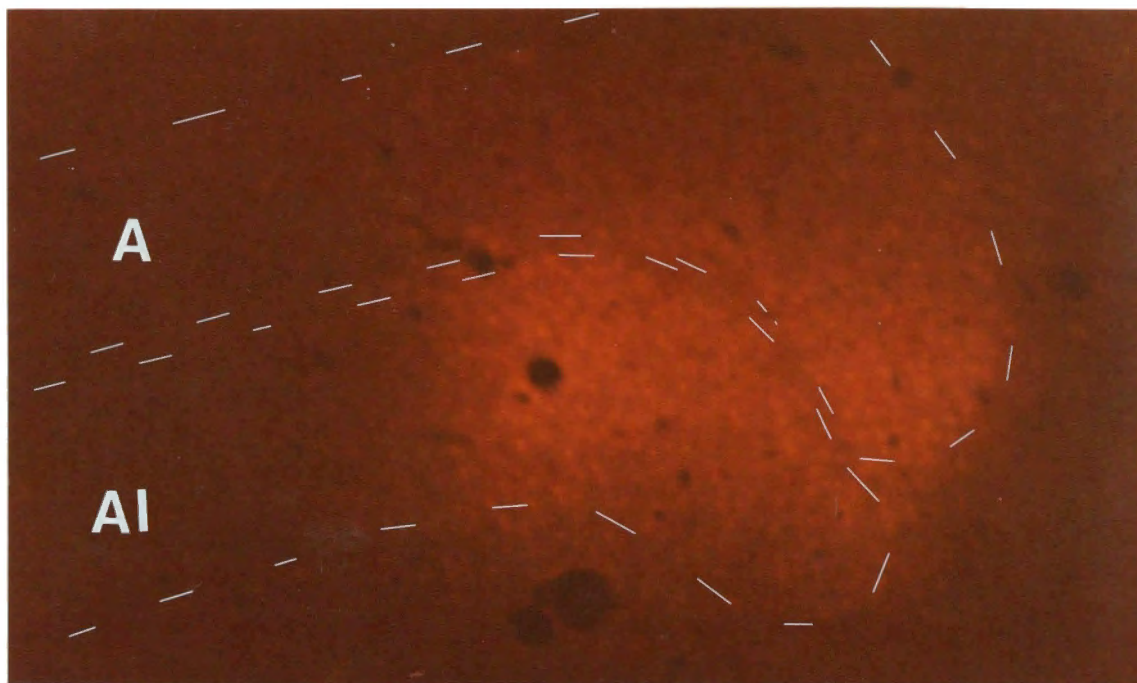


Fig. 16 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au RITC dans les couches A et A1 du LGNd suite à l'injection du traceur dans 17/18 chez le chaton CH249 . Cette microphotographie coïncide approximativement avec le niveau C de la figure 15 (59,2 X).

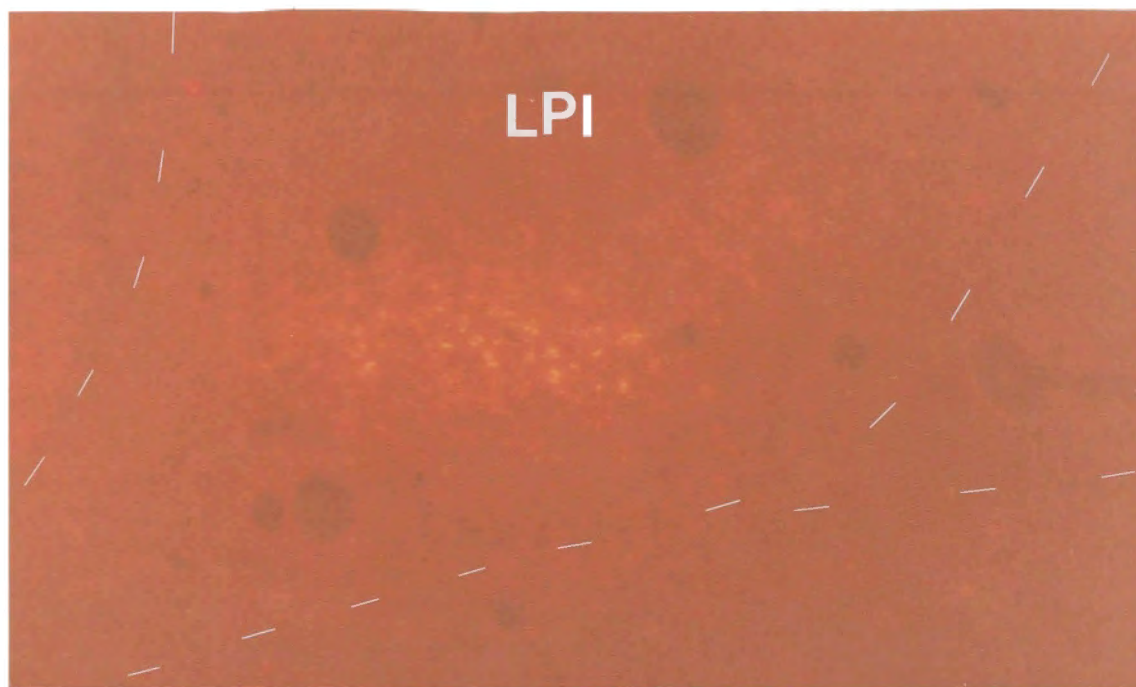


Fig. 17 - Reproduction d'une microphotographie mettant en évidence des cellules marquées au RITC dans LPI ventral suivant l'injection de ce traceur dans l'aire 17/18 chez le chaton CH251 (59,2 X).

## **B. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PMLS**

Suite aux injections de différents traceurs fluorescents dans l'aire PMLS chez le chaton, un marquage rétrograde au niveau de plusieurs subdivisions thalamiques est observé.

En ce qui concerne le LGNd, quelques cellules dans les couches laminaires A et A1 sont marquées mais leur nombre est très restreint ( $r_A=0,03$ ;  $r_{A1}=0,02$ ). Dans tous les cas, un marquage de très faible densité dans la couche laminaire C1-C3 ( $r=0,12$ ) ainsi que dans le MIN ( $r=0,04$ ) est observé.

Au niveau du noyau Pulvinar, l'analyse démontre quelques cellules marquées ( $r=0,13$ ) (figure 18). Elles se dispersent inégalement sous forme de bandes obliques longeant les limites latérales et médianes du noyau avec quelques cellules dispersées entre ces deux extrêmes.

Le n.LP présente, toutefois, une plus forte densité de projections sur l'aire PMLS. En effet, une densité moyenne de cellules marquées ( $r=0,40$ ), suivant l'injection de traceurs fluorescents dans PMLS, est observée au niveau ventral de LPI jusqu'au-delà de la limite LPI/LPi. Dans certains cas, ce marquage se représente sous forme d'agglomérations distinctes (figure 19).

Dans la subdivision LPi, le marquage observé est de faible densité ( $r=0,21$ ) et se situe davantage au niveau ventral et peut s'étendre jusqu'à la partie médiane de ce noyau. La subdivision LPm présente aucune cellule marquée suivant l'injection de traceur rétrograde dans PMLS.



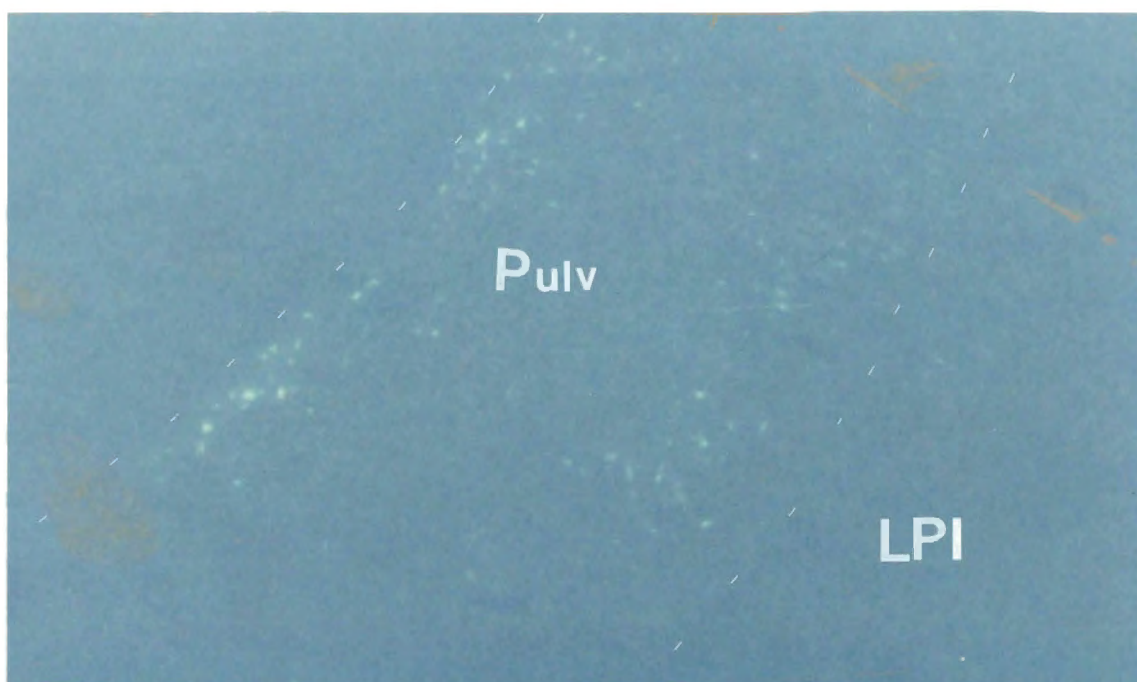


Fig. 18 - Reproduction d'une microphotographie montrant la proportion de cellules marquées au FB dans le noyau Pulvinar suivant l'injection du traceur dans l'aire PMLS chez le chaton CH266 (59,2 X).

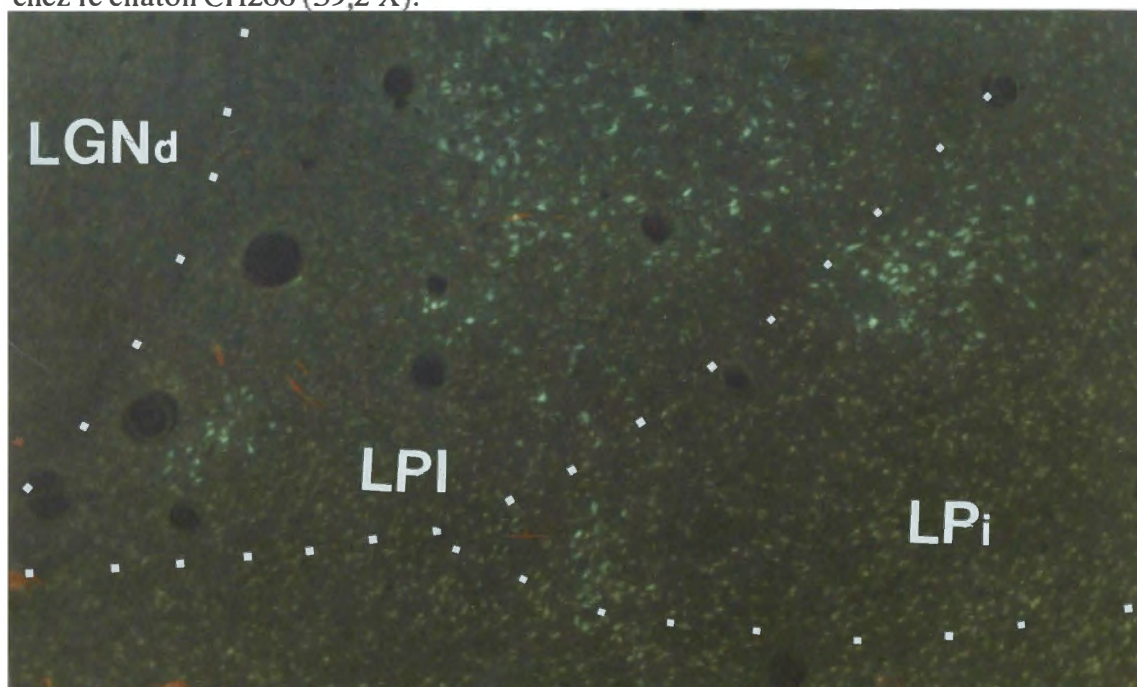


Fig. 19 - Reproduction d'une microphotographie montrant les zones d'agglomérations de cellules marquées au FB dans LPI (partie supérieur gauche) et dans LPi (partie inférieure droite) suivant l'injection du traceur dans PMLS d'un chaton CH249 (59,2 X)

### C. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PLLS

Suivant l'injection de traceurs fluorescents dans l'aire PLLS chez le chaton, seules les subdivisions du n.LP au niveau thalamique présentent un marquage neuronal rétrograde.

Un marquage de densité moyenne ( $r=0,52$ ) se retrouve dans la subdivision LPi et couvre l'ensemble de cette zone de façon uniforme. La distribution a donc une orientation oblique respectant la délimitation de cette région (figure 20). De plus, le marquage s'étend plus médialement pour envahir la portion latérale de LPm ( $r=0,35$ ) et ceci tant au niveau dorsal que ventral.

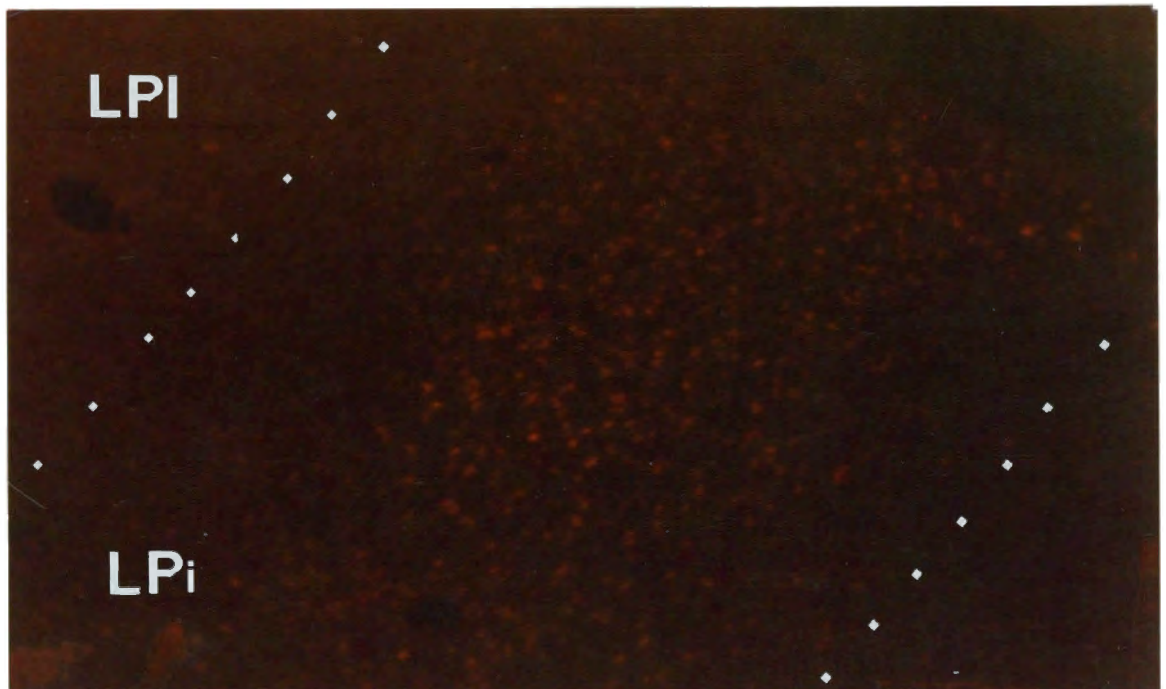


Fig. 20 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au EB dans la subdivision LPi et aux limites LPI/LPi et LPi/LPm suivant l'injection du traceur dans l'aire PLLS du chaton CH249 (59,2 X).

#### **D. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle AEV**

Chez le chaton, l'injection de différents traceurs dans AEV produit un marquage rétrograde uniquement au niveau du n.LP. LPm présente une bande dorso-ventrale de marquage de forte densité ( $r=0,73$ ) et d'orientation médio-latérale avec des zones de densité plus importante s'étendant de la limite médiane de LPm jusqu'à la limite LPi/LPm. Plus latéralement, quelques cellules marquées sont observées dans LPi médian ( $r=0,38$ ).

Dans le cas CH249 où l'injection avait été effectuée dans le flanc plus dorsal de AEV, la même distribution au niveau du n.LP a été observée.

#### **E. Distribution différentielle des projections thalamo-corticales**

La topographie des connexions thalamo-corticales chez le chaton normal montre une distribution différentielle sur les aires corticales étudiées.

Une nette différenciation est ainsi observée entre les cellules du n.LP ayant des projections sur AEV et 17/18 (figure 21), sur AEV et PMLS ou sur 17/18 et PLLS (figure 22). En ce qui concerne les efférences du n.LP sur PMLS et PLLS, les cellules projetant à chacune de ces aires forment deux bandes parallèles et distinctes se chevauchant légèrement (figure 23).

La topographie de ces connexions thalamo-corticales se divise donc en deux principaux sous-systèmes: d'une part, les subdivisions LPI et LPi latéral projettent des efférences préférentielles aux aires 17/18 et PMLS, et d'autre part, les subdivisions LPi médian et LPm montrent principalement des efférences aux aires PLLS et AEV (figure 24).

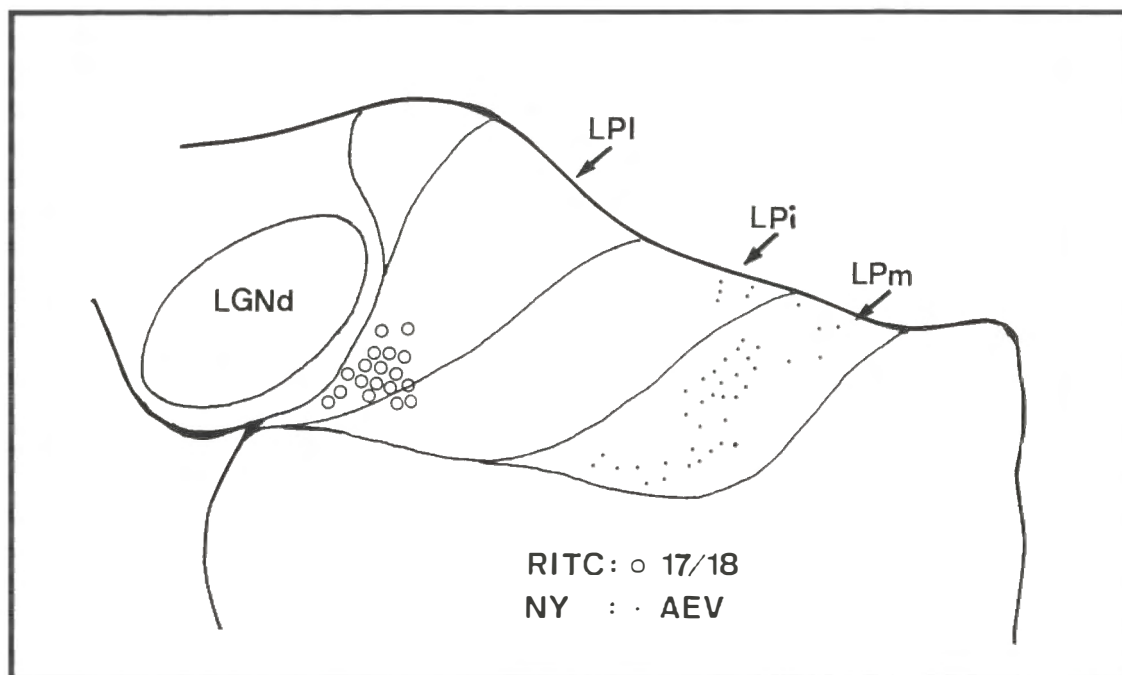


Fig. 21 - Représentation schématique de la distribution du marquage rétrograde dans le n.LP suivant l'injection de traceurs fluorescents différents dans les aires 17/18 et AEV chez le chaton CH255.

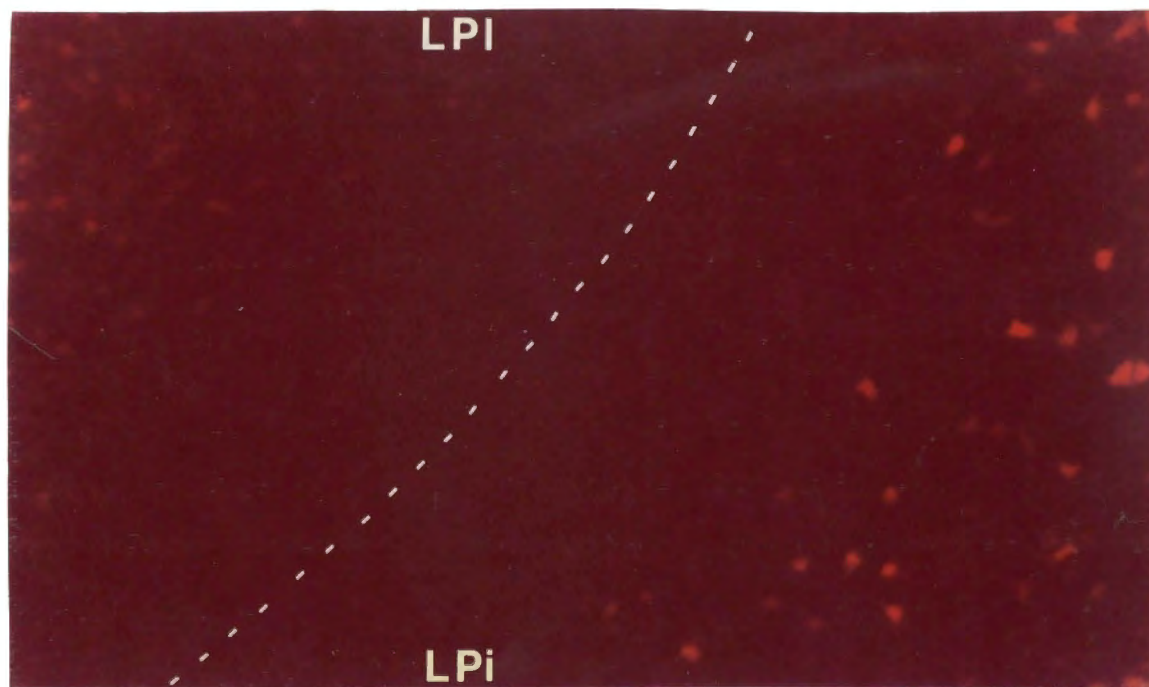


Fig. 22 - Reproduction d'une microphotographie mettant en évidence la distribution différentielle des cellules de LPI (RITC) ayant des projections sur 17/18 et de LPi (EB) sur PLLS suivant l'injection de traceurs dans ces aires chez le chaton CH249 (93,4 X).

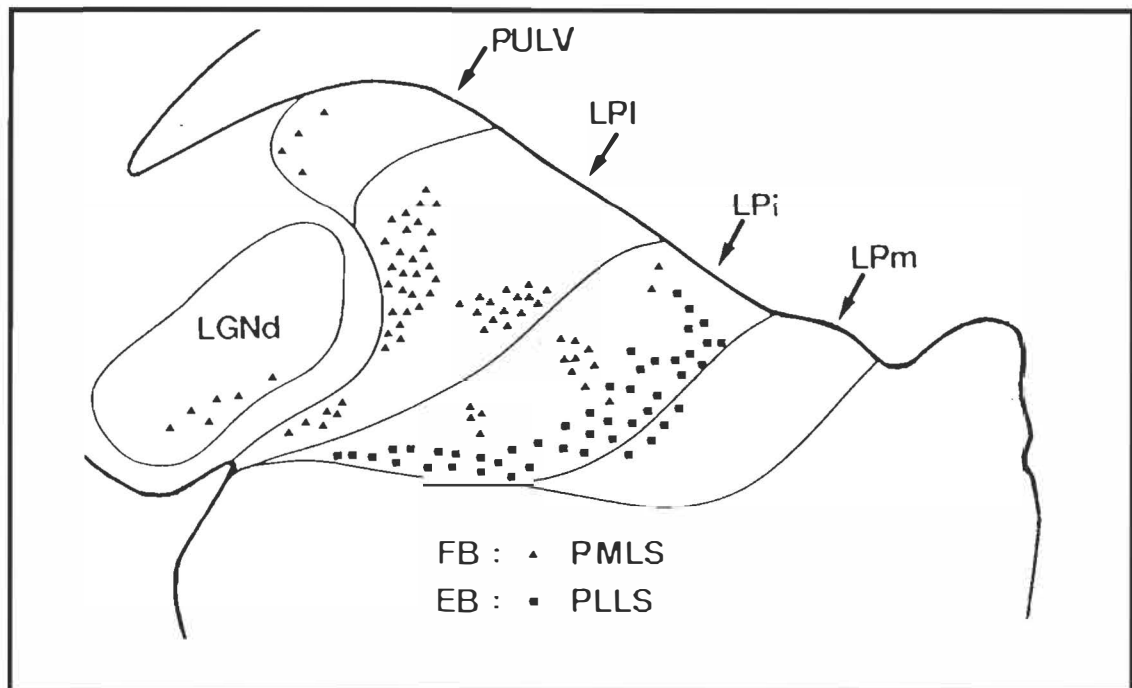


Fig. 23 - Représentation schématique de la distribution du marquage cellulaire dans le n.LP suivant l'injection de traceurs fluorescents différents dans les aires PMLS et PLLS dans le cas CH255.

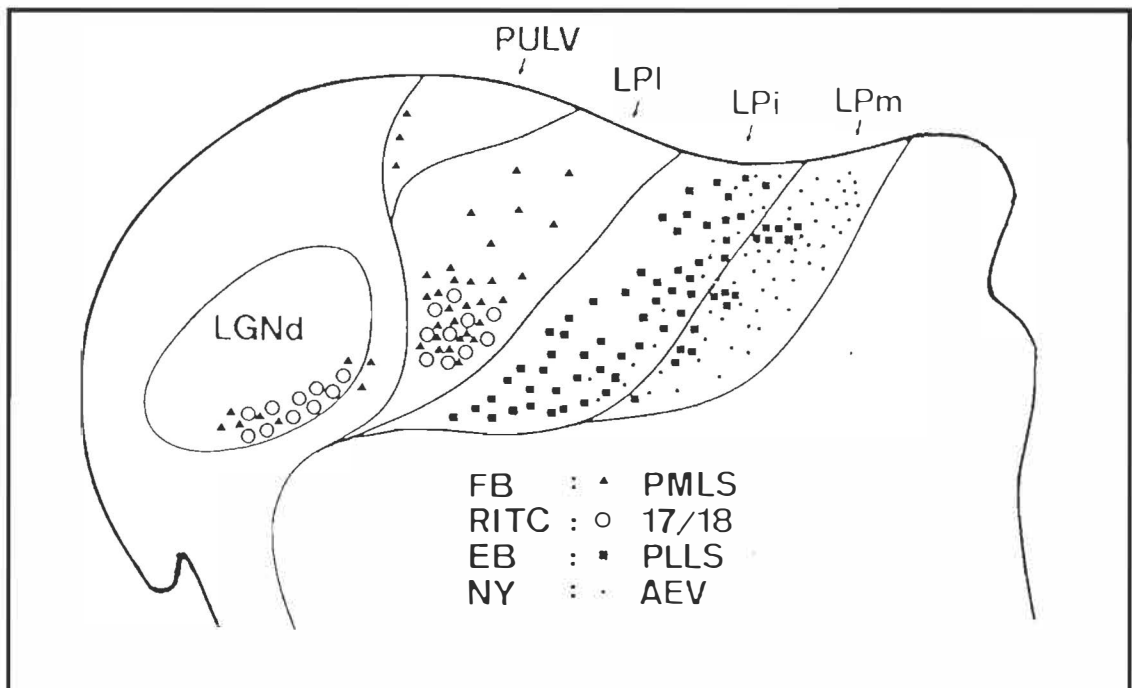


Fig. 24 - Représentation schématique du marquage rétrograde dans le n.LP suivant l'injection de traceurs fluorescents différents dans les aires 17/18, PMLS, PLLS et AEV chez le chaton CH249.

### **F. Projections thalamo-corticales collatéralisées**

Chez le chaton, suivant l'injection de différents traceurs fluorescents dans les aires corticales visuelles étudiées, plusieurs cellules au niveau thalamique présentent les caractéristiques de deux marqueurs fluorescents rétrogrades. Ces cellules doublement marquées sont indicatives de projections axonales collatéralisées sur au moins deux sites corticaux.

Plusieurs cellules au niveau ventral de la subdivision LPI présentent ainsi des collatérales sur les aires 17/18 et PMLS. D'autres cellules doublement marquées sont observées également à la limite LPI/LPm suite à l'injection de traceurs fluorescents dans les aires PLLS et AEV (figure 25).

En ce qui concerne les autres régions thalamiques étudiées, quelques efférences collatéralisées sur les aires 17/18 et PMLS sont également observées à partir de la couche laminaire C1-C3 du LGNd ainsi qu'à partir du MIN. Toutefois, leur nombre est très restreint comparativement à celles observées dans LPI et à la limite LPI/LPm. La figure 26 donne un aperçu de la localisation de ces cellules doublement marquées dans le thalamus visuel.

Le tableau 8 suivant donne un résumé des localisations et des densités du marquage thalamique suivant l'injection des différents traceurs rétrogrades dans les aires visuelles étudiées chez le chaton.



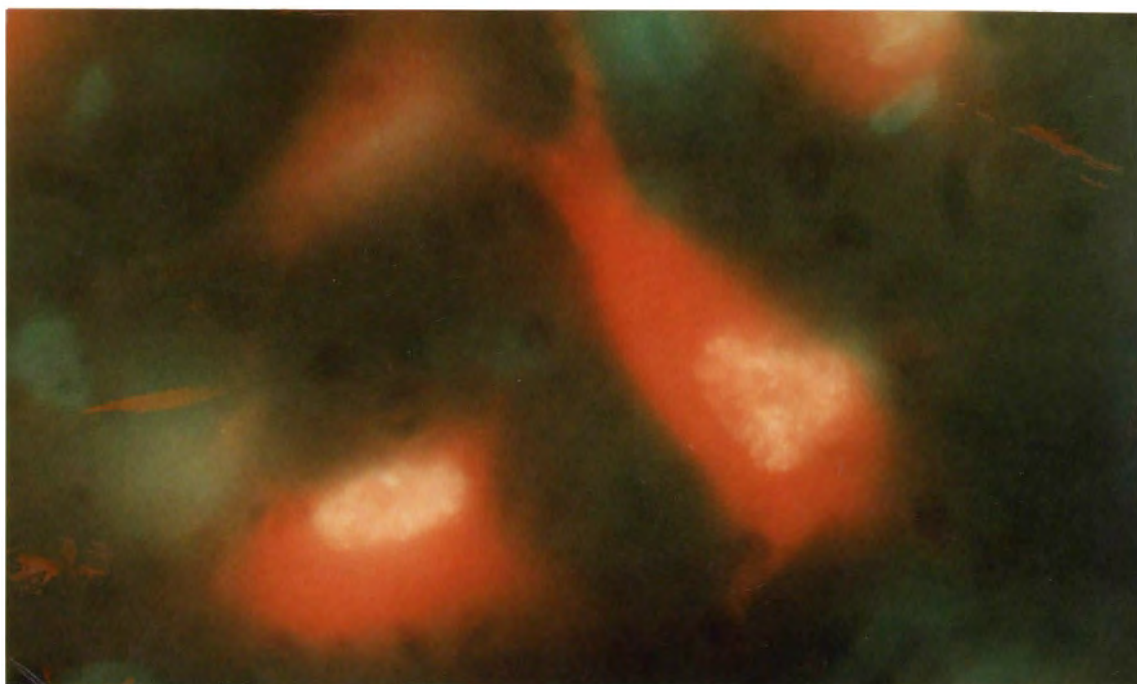


Fig. 25 - Reproduction d'une microphotographie prise à la limite LPi/LPm et montrant deux cellules avec les caractéristiques de deux traceurs rétrogrades: EB injecté dans PLLS et NY dans AEV chez le chaton CH249 (1480 X).

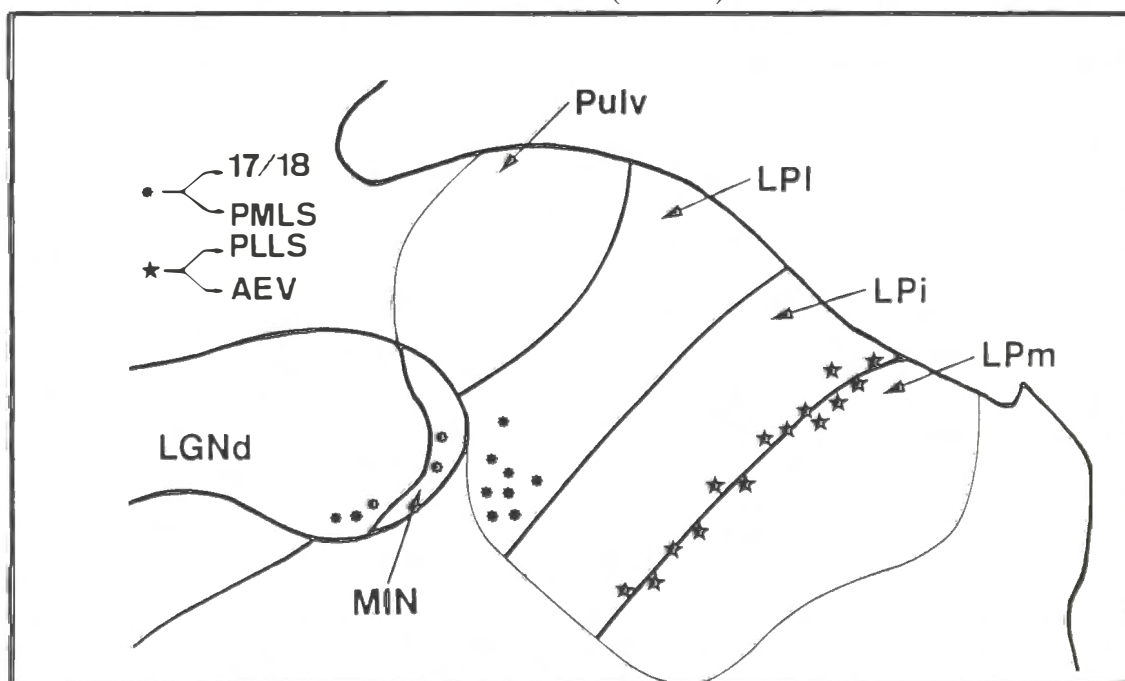


Fig. 26 - Représentation schématique de la localisation des cellules doublement marquées observées au niveau thalamique chez le chaton suivant l'injection de différents traceurs dans les aires corticales visuelles étudiées.

Tableau 8

Localisations et densités du marquage neuronal au niveau  
thalamique suivant l'injection des traceurs rétrogrades  
dans les aires visuelles étudiées chez le chaton

subdivision	cellules totales	aires corticales visuelles			
thalamique	mm <sup>3</sup>	17/18	PMLS	PLLS	AEV
A	1 797,24	0,70	(0,03)	---	---
A1	1 783,62	0,69	(0,02)	---	---
C1-C3	1 323,92	0,42	0,12	---	---
MIN	1 152,86	0,34	0,04	---	---
Pulv	1 273,46	(0,04)	(0,13)	---	---
LPI	1 062,53	0,77	0,40	---	---
LPi	1 203,67	(0,16)	0,21	(0,52)	(0,38)
LPm	1 554,25	---	---	0,35	0,73

Les chiffres entre parenthèses indiquent que ces ratios sont obtenus à partir d'un nombre restreint de données.

---: aucun marquage cellulaire rétrograde observé.



**Chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles: injections dans les aires homotopiques controlatérales**

L'injection de différents traceurs fluorescents dans les hémisphères controlatéraux aux sites des lésions produit une distribution du marquage rétrograde au niveau thalamique comparable à celle observée chez le chat adulte normal. La figure 27 donne une représentation de la distribution observée dans un des cas expérimentaux.

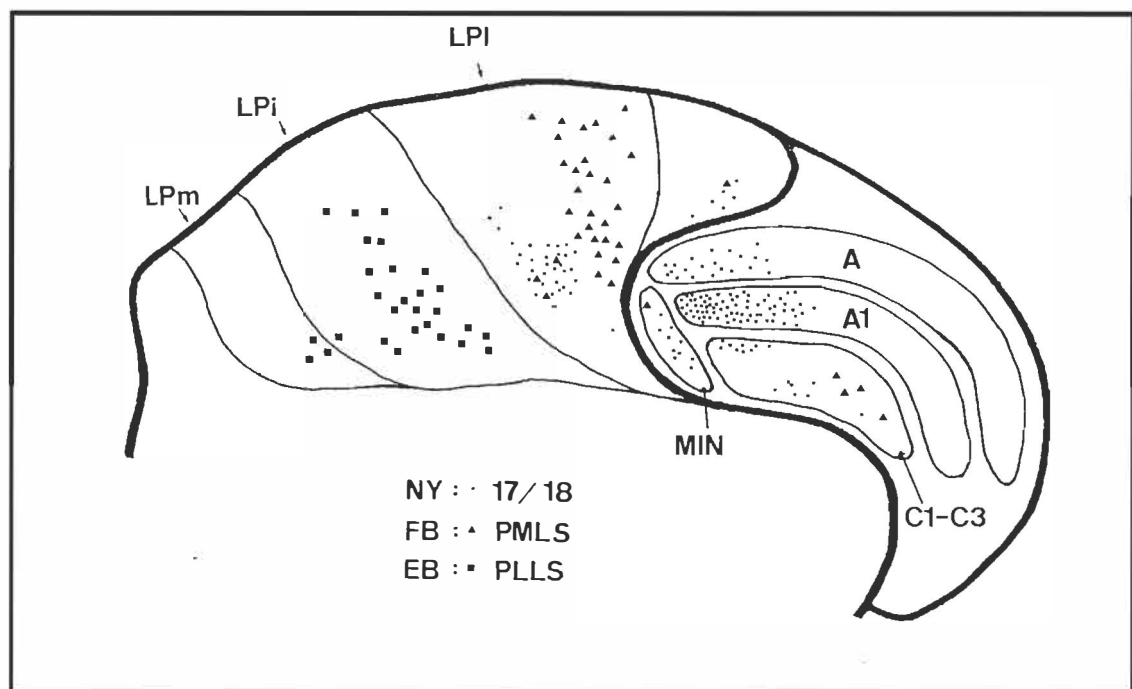


Fig. 27 - Représentation schématique du marquage rétrograde au niveau thalamique suivant l'injection de traceurs fluorescents dans les aires controlatérales et homotopiques aux sites des lésions dans le cas CHC250.

Le tableau 9 donne un résumé des localisations et des densités du marquage thalamique suivant l'injection de différents traceurs rétrogrades dans les aires corticales étudiées controlatérales aux sites des lésions chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles.

Tableau 9

Localisations et densités du marquage neuronal au niveau thalamique  
suivant l'injection des traceurs rétrogrades dans les aires visuelles  
étudiées controlatérales aux sites des lésions chez le chat adulte  
ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles

subdivision thalamique	cellules totales mm <sup>3</sup>	aires corticales visuelles			
		17/18	PMLS	PLLS	AEV
A	762,46	0,45	---	---	a.d.
A1	670,82	(0,59)	---	---	a.d.
C1-C3	504,03	(0,87)	0,08	---	a.d.
MIN	456,39	0,45	*	---	a.d.
Pulv	496,70	(0,23)	0,19	---	a.d.
LPI	495,48	0,61	0,36	---	a.d.
LPi	516,25	---	0,13	0,49	a.d.
LPm	678,25	---	---	(0,29)	a.d.

Les chiffres entre parenthèses indiquent que ces ratios sont obtenus à partir d'un nombre restreint de données.

\* : ratio non-calculé et évalué subjectivement: densité très faible

--- : aucun marquage cellulaire rétrograde observé.

a.d. : Absence de données

### **Chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles: injections dans les aires ipsilatérales**

Chez le chat adulte ayant subi des lésions postnatales quasi complètes des aires visuelles 17, 18 et 19, la présence de marquage rétrograde est observée uniquement au niveau thalamique ipsilatéral aux sites des lésions comme dans les autres groupes expérimentaux.

En outre, la précocité des lésions effectuées a entraîné une dysmorphie de certaines régions. C'est le cas notamment du LGNd où la position laminaire de ses différentes couches suit une orientation plus verticale que celle observée chez le chat adulte normal. De plus, le noyau Pulvinar est difficilement localisable malgré les techniques de contre-coloration utilisées. Ainsi, étant donné cette difficulté méthodologique, les données relatives au Pulvinar ne sont pas retenues.

Le tableau 10 (p. 82) fournit un résumé des localisations et densités du marquage neuronal au niveau thalamique suivant l'injection des traceurs dans les aires ipsilatérales aux sites des lésions chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales quasi complètes de certaines aires visuelles.

#### **A. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle 17/18**

Aucune donnée n'est disponible concernant les projections thalamiques résiduelles à l'aire visuelle 17/18 chez ce groupe. Le chat CHC258 a eu une lésion quasi complète des aires 17/18 et aucune injection de traceurs fluorescents n'a été effectuée dans cette zone compte tenu l'étendue de la lésion et la dysmorphie du tissu cérébral.

### **B. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PMLS**

L'injection de traceurs fluorescents dans l'aire PMLS produit un marquage rétrograde au niveau de différentes subdivisions thalamiques.

En ce qui concerne le LGNd, plusieurs cellules marquées sont observées en faible densité dans les couches laminaires A1( $r=0,25$ ), C1-C3 ( $r=0,40$ ) et le MIN ( $r=0,34$ ) indicatives de projections sur PMLS (figure 28).

Au niveau du n.LP, la plus forte proportion de cellules ayant les caractéristiques du traceur injecté dans PMLS se retrouve dans LPI ( $r=0,30$ ) et ceci tant au niveau ventral que dorsal. A ce dernier niveau, la distribution s'étend de la limite latérale de cette subdivision jusqu'à sa limite médiane pour envahir la portion latérale de la subdivision LPI ( $r=0,11$ ).

### **C. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle PLLS**

L'injection de traceurs dans l'aire PLLS produit un marquage cellulaire rétrograde au niveau de la couche laminaire C1-C3 du LGNd. Ce marquage forme une agglomération de très forte densité ( $r=0,93$ ) et distincte des projections observées sur PMLS (figure 29). Le MIN présente aussi quelques cellules marquées ( $r=0,08$ ).

Au niveau du n.LP, seule la subdivision LPI présente une arborisation de densité moyenne sur PLLS ( $r=0,50$ ). Ce marquage s'étend dorso-ventralement dans une position médio-latérale bordant la limite LPI/LPm. Plus caudalement, sa distribution enchevauche d'une façon très restreinte la région ayant des projections sur PMLS au niveau de LPI latéral. La région de LPm latérale montre quelques cellules marquées ( $r=0,08$ ).

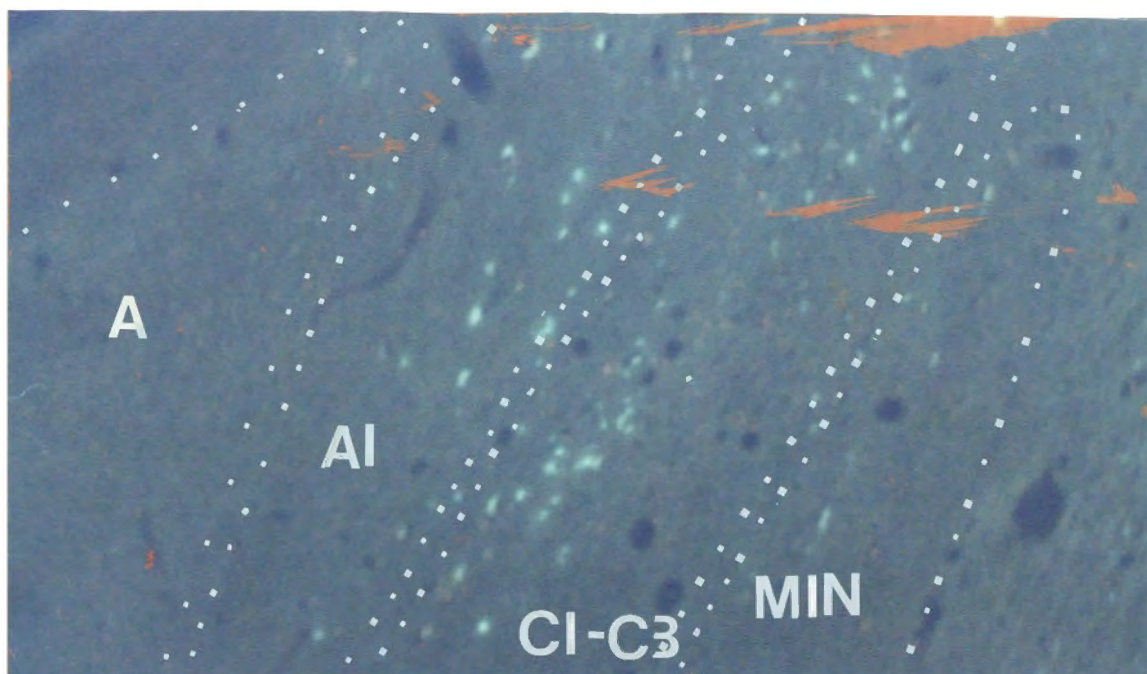


Fig. 28 - Reproduction d'une microphotographie prise au niveau du LGNd et mettant en évidence des cellules marquées au FB dans les couches A1 et C1-C3 et dans le MIN suivant l'injection de ce traceur dans l'aire PMLS chez le chat lésé CHC258 (59,2 X).

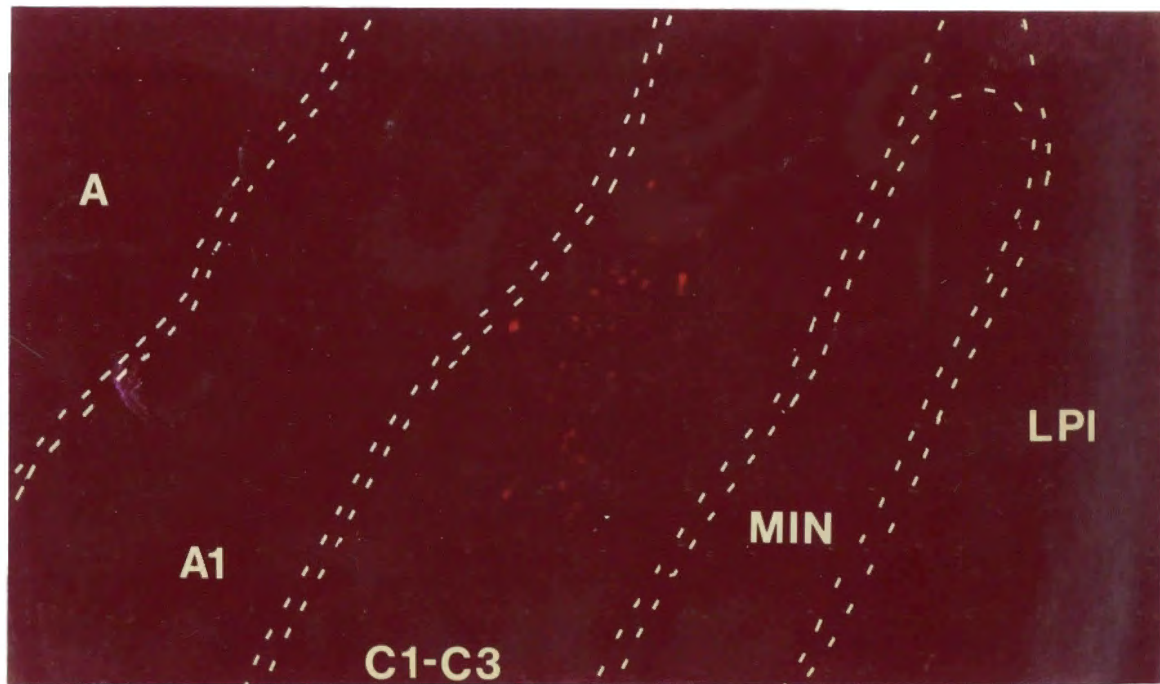


Fig. 29 - Reproduction d'une microphotographie montrant des cellules marquées au EB dans C1-C3 suivant l'injection de ce traceur dans PLLS chez un chat adulte ayant eu des lésions postnatales (CHC258) (59,2 X).

#### **D. Projections thalamiques efférentes sur l'aire visuelle AEV**

Les efférences thalamiques sur AEV ont pour principale origine la zone médiane du n.LP (LPm). Une bande dorso-ventrale de marquage relativement dense ( $r=0,46$ ) est ainsi observée dans cette subdivision. Elle s'étend médio-latéralement et quelques cellules marquées sont présentes dans LPi médian au niveau dorsal ( $r$ =très faible).

#### **E. Distribution différentielle des projections thalamo-corticales**

Malgré le nombre restreint de l'échantillon, il apparaît tout de même qu'une certaine distribution différentielle se soit maintenue dans les projections extra-géniculées sur les aires corticales étudiées suite aux lésions postnatales.

Une nette différenciation est ainsi mise en évidence entre les cellules du n.LP projetant des efférences aux aires PMLS et AEV. En ce qui concerne les projections à l'aire PLLS, celles-ci ont pour origine la sous-division LPi et se localisent ainsi entre les deux bandes dorso-ventrales ayant latéralement des projections sur PMLS et médialement sur AEV. La figure 30 donne un aperçu de la distribution du marquage suivant l'injection de différents traceurs au niveau cortical chez le chat CHC258.

#### **F. Projections thalamo-corticales collatéralisées**

En ce qui concerne les projections thalamo-corticales collatéralisées chez le chat adulte ayant eu des lésions corticales postnatales, aucune observation ne peut mettre en évidence leur présence. L'échantillon de ce groupe expérimental ainsi que les sites d'injection des substances fluorescentes étant restreint, aucune cellule doublement marquée n'a été observée dans le thalamus géniculé et extra-géniculé.

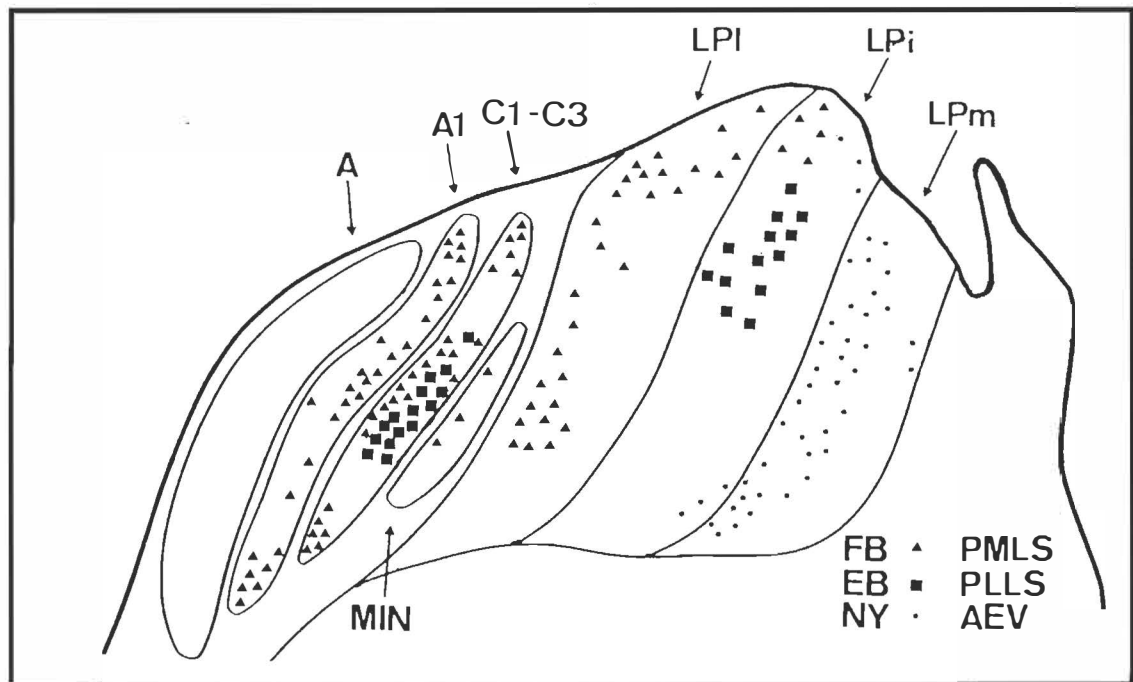


Fig. 30 - Représentation schématique de la localisation du marquage cellulaire rétrograde observé au niveau thalamique suivant l'injection de différents traceurs fluorescents au niveau des aires PMLS, PLLS et AEV chez le chat adulte CHC258 ayant eu des lésions postnatales et quasi complètes des aires visuelles primaires (17, 18 et 19).

Le tableau 10 donne un résumé des localisations et densités du marquage neuronal au niveau thalamique suivant l'injection des traceurs rétrogrades dans les aires visuelles ipsilatérales aux sites des lésions chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales quasi complètes des aires visuelles 17, 18 et 19.

Tableau 10

Localisations et densités du marquage neuronal au niveau thalamique suivant  
l'injection des traceurs rétrogrades dans les aires visuelles étudiées  
ipsilatérales aux sites des lésions chez le chat adulte ayant subi  
des lésions périnatales des aires visuelles 17, 18 et 19

subdivision thalamique	cellules totales mm <sup>3</sup>	aires corticales visuelles			
		17/18	PMLS	PLLS	AEV
A	554,74	a.d.	---	---	---
A1	532,75	a.d.	0,25	---	---
C1-C3	491,20	a.d.	0,40	0,93	---
MIN	348,24	a.d.	0,34	0,08	---
Pulv	a.d.	a.d.	a.d.	a.d.	a.d.
LPI	733,14	a.d.	0,30	---	---
LPi	698,31	a.d.	0,11	0,50	*
LPm	619,50	a.d.	---	(0,08)	0,46

Les chiffres entre parenthèses indiquent que ces ratios sont obtenus à partir d'un nombre restreint de données.

\* : ratio non-calculé et évalué subjectivement: densité très faible

--- : aucun marquage cellulaire rétrograde observé.

a.d. : Absence de données



## **Chapitre IV**

### **Interprétation des résultats et discussion**

L'interprétation des résultats porte, dans un premier temps, sur l'examen des données concernant les projections thalamo-corticales observées chez le chaton et le chat adulte. Cette comparaison va permettre d'enrichir, grâce aux différents phénomènes observés, notamment la mort neuronale, les changements ou le maintien des densités de projections centrifuges et les patrons de connexions différentiels en fonction des sites afférents, certaines notions relatives au processus développemental inhérent à la maturation du système visuel chez le chat et certains aspects de l'organisation anatomo-fonctionnelle de ces projections.

Dans un deuxième temps, l'analyse des données recueillies chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles comparées aux données relatives au processus développemental normal, permettra de mesurer l'influence de ces lésions dans le développement des projections thalamo-corticales visuelles. Cette comparaison mettra en évidence les changements dans l'organisation anatomo-fonctionnelle des efférences thalamiques visuelles sur les aires corticales étudiées et fournira des données supplémentaires relatives à certains processus associés à la plasticité néonatale à la base de certaines récupérations fonctionnelles .

## **Aspects développementaux**

La méthode de marquage multiple par injection concomitante de différents traceurs fluorescents dans diverses aires corticales visuelles, notamment à la limite des aires 17 et 18, dans PMLS, dans PLLS et dans AEV, a permis de mettre en évidence de nombreux systèmes thalamiques efférents sur ces dernières. Cette section vise à comparer les différents phénomènes et patrons de connexions thalamo-corticales du chaton âgé de 10 à 17 jours avec les données observées chez le chat adulte.

### **L'établissement précoce des projections ipsilatérales**

L'analyse des données met d'abord en évidence que les projections thalamo-corticales étudiées sont essentiellement ipsilatérales et ce, autant dès les premiers jours postnataux (10 jours) que chez le chat adulte. Aucune projection thalamique aberrante sur les aires corticales contralatérales n'a été observée chez le groupe de chaton et chez le groupe de chat adulte.

Malgré cette établissement précoce des projections thalamo-corticales visuelles, diverses phénomènes développementaux sont toutefois encore présents. C'est le cas notamment de la maturation du LGNd.

### **Maturation du LGNd**

Chez le chaton, à la naissance, l'axe rostro-caudal du LGNd est orienté plus verticalement. Nos données chez le chaton de deux semaines confirment que les couches laminaires ont déjà entamé leur processus de rotation qui les amène à leur position horizontale telle qu'observée chez le groupe de chat adulte, mais ce processus n'est pas encore terminé.

### Diminution de la densité neuronale

Nos mesures quantitatives dans le thalamus géniculé et extra-géniculé mettent en évidence une diminution importante de la densité neuronale entre l'âge de deux semaines postnatales et l'âge adulte de l'ordre de 43 à 66%, et ce, pour l'ensemble des subdivisions thalamiques étudiées.

La figure 31 fournit une comparaison entre les données obtenues chez le chat adulte et le chaton âgé entre 10 et 17 jours ainsi que les résultats de l'analyse statistique (test non-paramétrique de comparaison d'échantillon de Mann-Whitney).

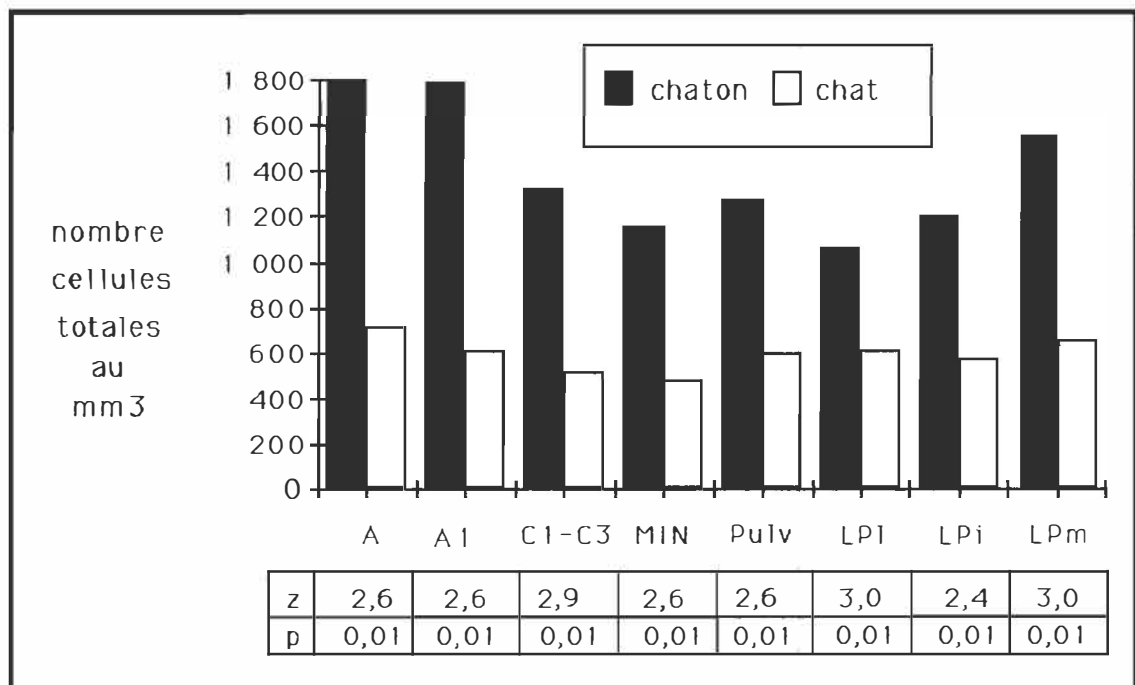


Fig. 31- Représentation graphique montrant la diminution du nombre de cellules totales par mm<sup>3</sup> calculées dans chacune des subdivisions thalamiques chez le chat par rapport au nombre obtenu chez le chaton. La cote "z" est fournie ainsi que la probabilité (p).

### **Développement des projections thalamo-corticales**

La comparaison des données obtenues chez le chaton et le chat adulte avec les deux critères de référence (nombre de cellules totales et les ratios de projections thalamo-corticales) permet de mettre en évidence certains phénomènes. Le tableau 11 fournit une visualisation des différences observées entre les ratios des projections des différentes subdivisions thalamiques sur les aires corticales visuelles étudiées entre le chaton (10-17 jours) et le chat adulte.

#### **A. Diminution des ratios d'efférences thalamo-corticales visuelles**

D'abord, certaines subdivisions thalamiques, après avoir subi une diminution importante de leur densité neuronale, démontrent également une diminution de ratios dans leurs projections sur les aires corticales visuelles étudiées.

C'est le cas notamment des projections des couches laminaires A, A1 et C1-C3 du LGNd et de la subdivision intermédiaire du n.LP (LPi) sur la limite des aires corticales 17/18. Le même phénomène s'observe en ce qui concerne les projections des couches A et A1 du LGNd et de LPI sur PMLS.

Cette baisse simultanée du nombre de cellules totales dans ces subdivisions et de la proportion de cellules ayant des projections à ces aires visuelles suggèrent que la mort neuronale, la migration cellulaire et/ou la croissance d'éléments neuropilaires a directement eu une influence sur la densité des projections.

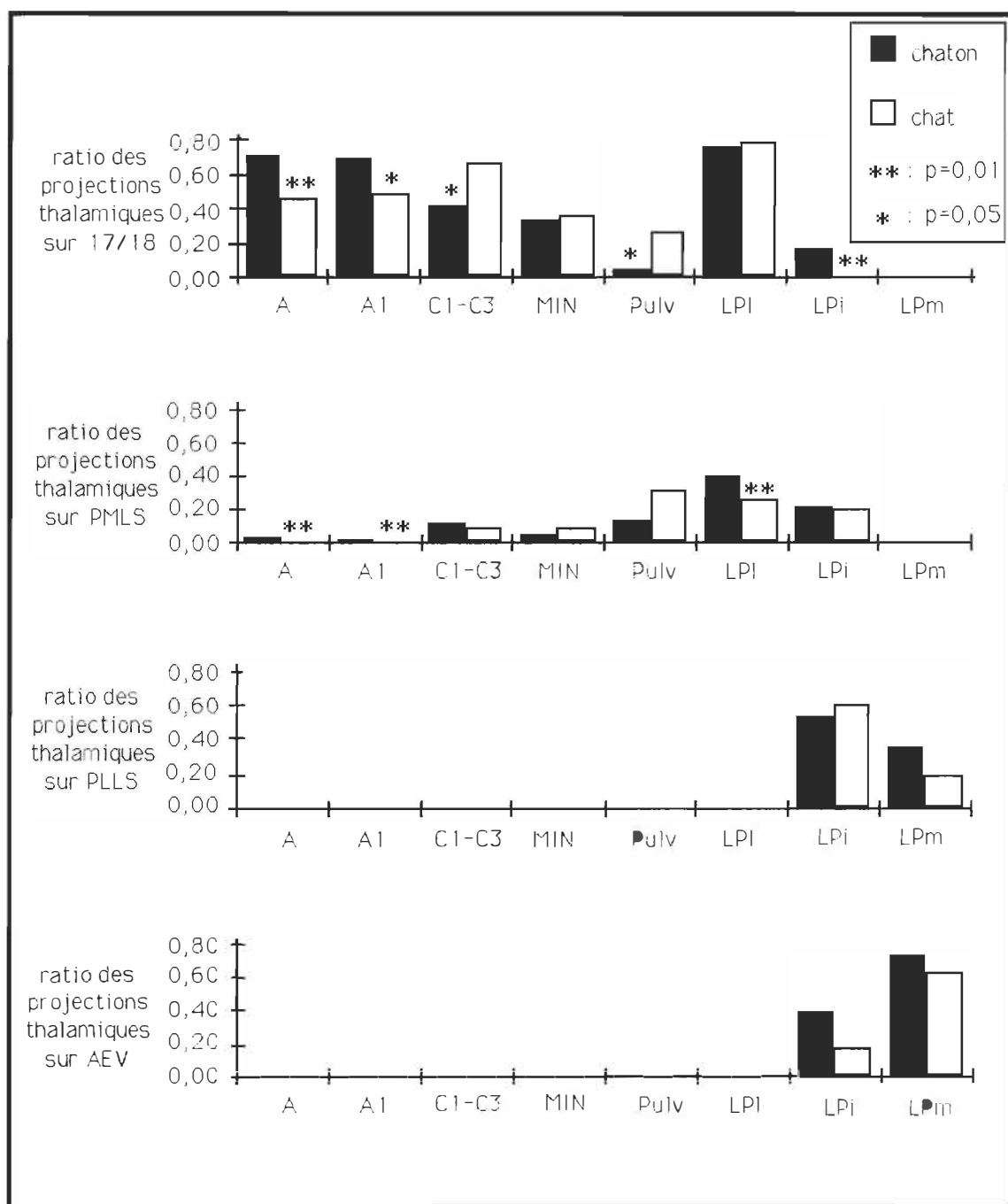


Fig. 32 - Représentation graphique des ratios obtenus chez le chaton et le chat adulte des projections thalamo-corticales visuelles pour chacune des subdivisions thalamiques étudiées. Les astérisques (\*) indiquent les distributions dont la différence est significative à partir du test statistique de Mann-Whitney.

### **B. Élimination complète des projections thalamo-corticales visuelles**

D'autres projections, présentes à deux semaines postnatales, sont absentes à l'âge adulte telles que celles des couches laminaires A et A1 sur PMLS et de la limite latérale de LPi sur 17/18.

Ce phénomène suggère que la mort neuronale a complètement éliminé les projections exubérantes présentes à la naissance ou encore que ce phénomène est issu d'une migration cellulaire au profit d'une spécialisation régionale dont le processus n'est pas encore terminé à l'âge de deux semaines.

### **C. Augmentation de la proportion des projections**

Certaines subdivisions présentent toutefois un accroissement de leur densité de projections sur les aires corticales étudiées.

Ainsi, la couche laminaire C1-C3 démontre une plus grande densité de projections sur l'aire 17/18 à l'âge adulte qu'à l'âge de deux semaines postnatales. Le même phénomène s'observe au niveau du Pulvinar concernant ses projections sur l'aire 17/18.

Donc, malgré une baisse importante du nombre de cellules totales de l'ordre de 60%, la proportion des efférences a augmenté, suggérant qu'au cours du développement du système nerveux, un processus de spécialisation favorise les projections de ces noyaux sur les aires corticales concernées.

#### **D. Maintien des proportions des projections thalamo-corticales**

Certains noyaux thalamiques, pour leur part, maintiennent, malgré une diminution de la densité des cellules totales, une proportion similaire entre l'âge de deux semaines et l'âge adulte de leurs projections sur les aires corticales visuelles étudiées.

C'est le cas des projections du MIN et de LPI sur l'aire 17/18, de la couche laminaire C1-C3, du MIN, du Pulvinar et de LPI, sur PMLS, et de LPI et LPm sur PLLS et AEV.

Il semble que la mort neuronale ou la croissance d'éléments neuropilaires ait influencé dans une proportion similaire les cellules ayant des projections sur ces aires visuelles pour maintenir un équilibre des efférences de ces noyaux sur les aires concernées. Ainsi ses systèmes efférents, bien qu'ils soient déjà bien établis à l'âge de deux semaines postnatales, sont encore grandement influencé par le processus de maturation (mort neuronale et/ou autres phénomènes).

Il est à noter que dans tous les cas où il y a absence de projections de certains noyaux sur les aires corticales étudiées à l'âge de deux semaines, cette absence de projections est maintenue à l'âge adulte. Cette observation laisse suggérer que le phénomène de migration cellulaire joue un rôle minime dans les changements observés entre l'âge de deux semaines et l'âge adulte, du moins en ce qui concerne les migrations d'un noyau à l'autre.

#### **E. Autres phénomènes**

Nos observations montrent toutefois dans un cas expérimental (CH249) que les subdivisions LPI et LPI présentent de larges amas denses de projections sur PMLS (voir



figure 19) ce qui n'a pas été observé chez le chat adulte où la distribution des cellules ayant des projections sur cette aire corticale est plus uniforme à l'intérieur de la subdivision.

Ce phénomène s'explique mal sinon par un processus de migration localisée tendant à uniformiser la densité des projections ou encore par une erreur dans le processus de maturation. La présence de ses amas s'explique mal aussi par une seule erreur méthodologique puisque ce cas n'a reçu qu'une seule injection restreinte de traceur rétrograde.

Le phénomène analogue de localisation aberrante des projections dans le noyau Pulvinar s'observe. En effet, chez le chat adulte, seule la partie latérale de ce noyau projette à l'aire PMLS. Chez le chaton, toutefois, des projections à cette aire visuelle sont observées à partir de la portion médiane du Pulvinar (voir figure 18). Il semble donc s'être opéré ici également un processus de migration cellulaire ou de mort neuronale malgré un maintien de la proportion des projections du Pulvinar sur l'aire PMLS entre l'âge de deux semaines et l'âge adulte.

### **Distribution différentielle et spécialisation fonctionnelle**

L'analyse des projections thalamo-corticales en rapport avec la diminution des densités neuronales observées et les changements dans les ratios de ces projections permettent d'élaborer un patron développemental de ces connexions.

La figure 32 dresse un patron schématique des projections thalamiques sur les différentes aires corticales visuelles étudiées chez le chaton et la figure 33 chez le chat adulte.

La comparaison de ces deux figures montre une ressemblance dans les projections thalamo-corticales entre le chaton et le chat adulte.

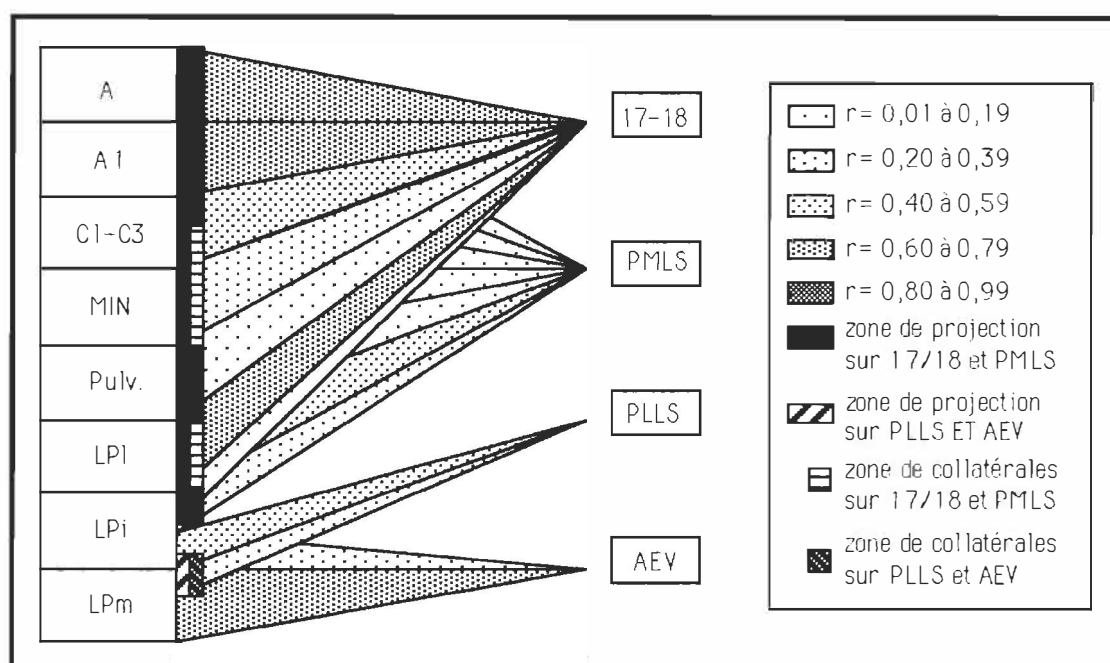


Fig. 32 - Représentation schématique des projections thalamiques sur les aires visuelles étudiées en tenant compte des ratios de projections calculés chez le chaton âgé entre 10 et 17 jours.

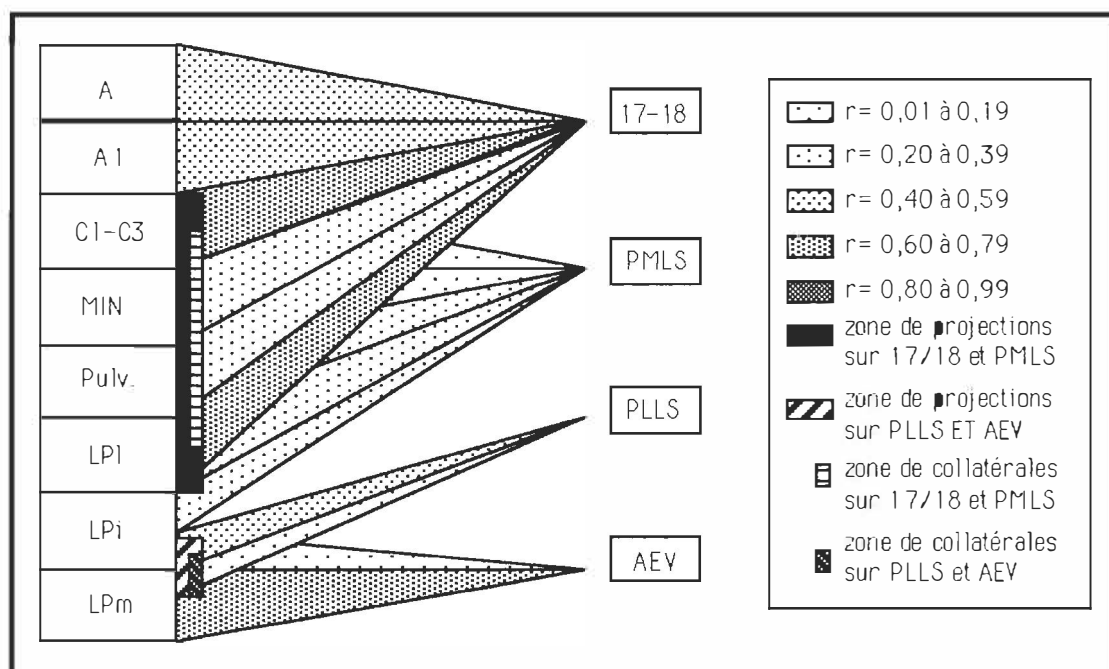


Fig. 33 - Représentation schématique des projections thalamiques sur les aires visuelles étudiées en tenant compte des ratios des projections calculés chez le chat adulte.

Il est clair à la lecture de nos résultats que les connexions du LGNd sur les aires 17 et 18 sont déjà bien établies à la naissance. Nos résultats démontrent toutefois plusieurs signes d'immaturité. D'abord, comme précisé précédemment, une diminution importante du nombre de cellules totales et des changements dans les densités de projections sont observés notamment dans les couches laminaires A et A1 où une légère diminution est enregistrée et dans la couche C1-C3 où l'inverse se produit.

En ce qui concerne les projections du Complexe LP-Pulvinar sur l'aire 17/18, les mêmes distributions de projections sont observées entre le chaton âgé de deux semaines et le chat adulte à l'exception d'un rétrécissement de la zone de projection à savoir qu'aucune projection de la limite latérale de LPi n'est observé à l'âge adulte alors que c'est le cas pour le chaton. Le noyau Pulvinar montre également une augmentation significative de sa densité de projections sur 17/18.

Les projections sur PMLS deviennent également plus restreintes. À la naissance quelques cellules des couches laminaires A et A1 projettent sur cette aire alors qu'elles sont absentes chez l'adulte. Une légère diminution de la densité de projections de LPI sur PMLS est observée ainsi qu'un rétrécissement de la zone de projections du Pulvinar sur PMLS. Les autres noyaux thalamiques étudiés maintiennent le même patrons de connexions avec les aires visuelles étudiées entre l'âge de deux semaines et l'âge adulte avec, tout de même, une baisse importante du nombre de cellules totales pour l'ensemble des noyaux.

En ce qui concerne les projections sur PLLS et AEV, la même distribution est observée entre les deux groupes mettant en évidence une maturité précoce de ces patrons de connexions.

Nos résultats mettent ainsi en évidence deux sous-systèmes distincts de projections sur les aires corticales étudiées. En effet, le LGNd, le Pulvinar, LPI et la limite latérale de LPI projettent des efférences uniquement aux aires 17/18 et PMLS avec la présence de cellules collatéralisées sur ces deux aires; alors que la limite médiane de LPI et LPm se projettent uniquement sur les aires PLLS et AEV en présentant aussi des cellules collatéralisées sur ces deux aires corticales visuelles. Cette même distinction s'observe autant chez le chaton que chez le chat adulte malgré les signes d'immaturité décrits précédemment.

Cette différenciation dans les patrons de connexions laisse suggérer la présence de deux sous-systèmes fonctionnels distincts dans les projections thalamo-corticales visuelles. Ces sous-systèmes seraient déjà bien établis après quelques jours postnataux (10 jours) avec quelques signes d'immaturité.

### **Aspects régénératifs**

Cette section vise à comparer les données recueillies chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles avec les données relatives au processus normal de maturation décrit précédemment dans le but d'évaluer l'influence des lésions précoces dans le développement des projections thalamo-corticales visuelles.

Cette comparaison permettra de décrire les changements dans les patrons de connexions en relation avec certains processus associés à la plasticité cérébrale dans les premières semaines postnatales, phénomène à la base de certaines récupérations fonctionnelles.

#### **Changements dans la configuration du LGNd**

Le LGNd montre, suite à des lésions massives et bilatérales des aires visuelles 17, 18 et 19, une dysmorphie dans ses différentes couches laminaires. En effet, leur position suit une orientation beaucoup plus verticale que celle observée chez le chat adulte normal démontrant ainsi une rotation partielle dans le plan para-sagittal. De plus, les différentes couches laminaires apparaissent plus minces par rapport à l'adulte normal.

#### **Absence d'influence sur l'hémisphère controlatéral aux sites des lésions**

Des lésions périnatales de certaines aires visuelles n'affectent pas les projections thalamo-corticales de l'hémisphère controlatéral. Les données obtenues concordent avec celles observées chez le chat adulte normal. La figure 35 donne la représentation graphique du nombre de cellules totales dans l'hémisphère controlatéral aux sites des lésions périnatales chez le chat adulte lésé comparé au nombre obtenu chez le chat adulte normal calculé pour chacune des subdivisions thalamiques étudiées.

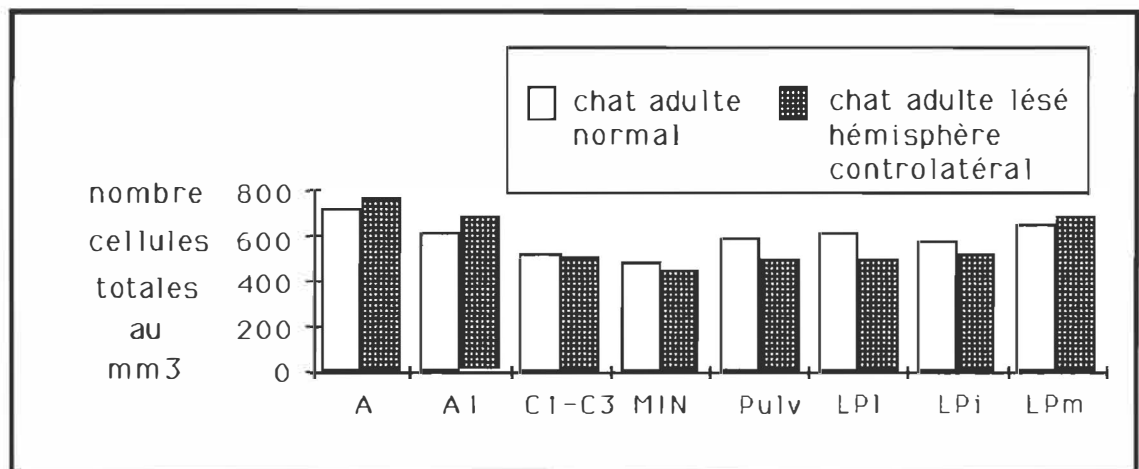


Fig. 35 - Représentation graphique du nombre de cellules totales calculées dans chacune des subdivisions thalamiques étudiées chez le chat adulte normal et chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales de certaines aires visuelles (hémisphère controlatéral aux sites des lésions). Les données statistiques n'ont pas été ajoutées car aucune différence significative n'est observée entre les deux groupes.

De plus, aucune différence significative n'est observée dans les ratios de projections thalamo-corticales telles que l'illustre la figure 36.

Ainsi, des lésions périnatales (10-17 jours postnataux), restreintes et unilatérales des aires visuelles 17, 18, 19, PMLS et PLLS n'affectent pas le développement normal observé chez le chat adulte des projections thalamo-corticales de l'hémisphère controlatéral aux sites des lésions.

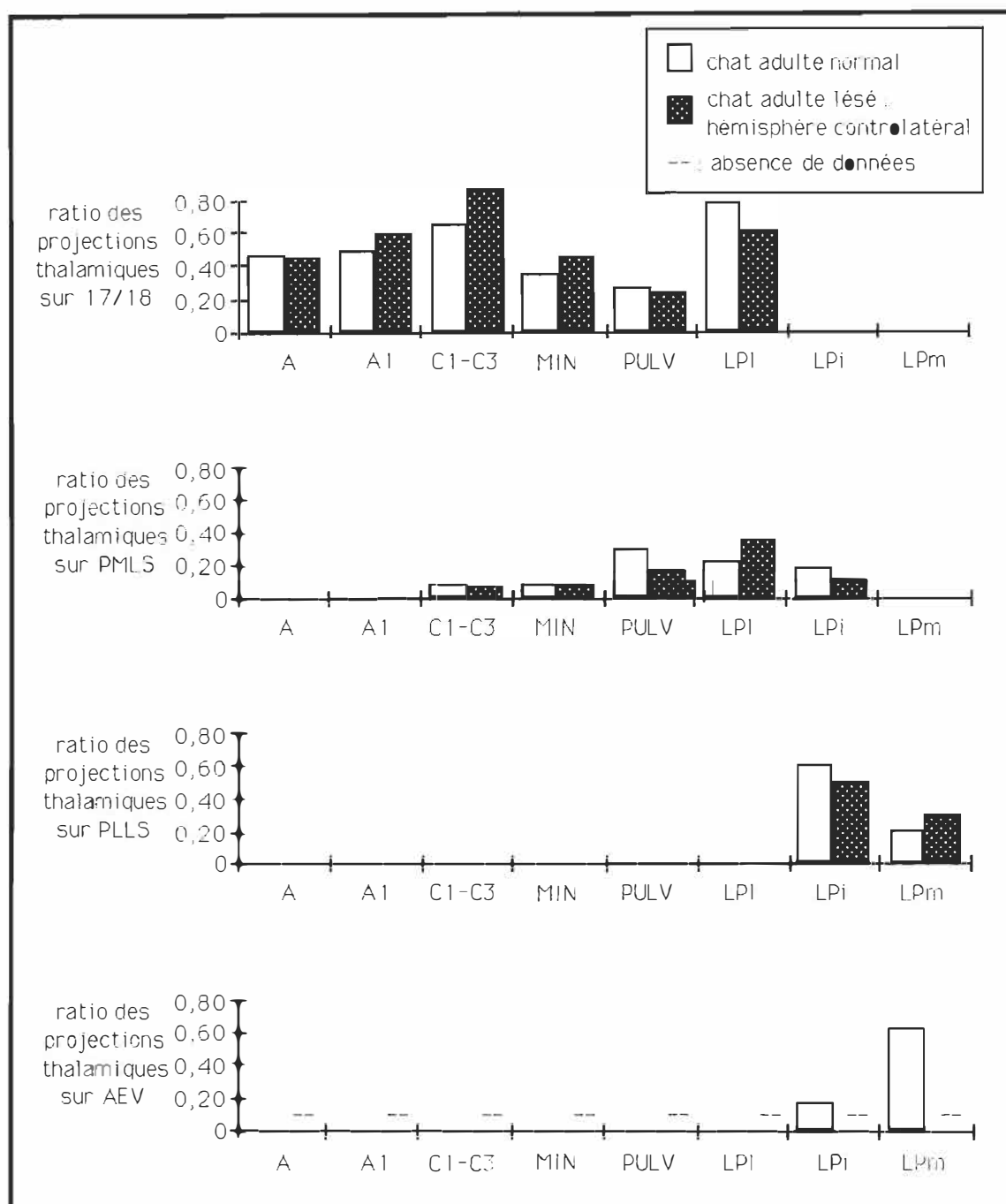


Fig. 36 - Représentation graphique des ratios des projections thalamo-corticales visuelles pour chacune des subdivisions thalamiques étudiées, obtenus chez le chat adulte normal et le chat adulte ayant eu des lésions périnatales de certaines aires visuelles controlatérales. Aucune différence significative entre les deux groupes n'est obtenue à partir du test statistique de Mann-Whitney. Les (--) indiquent une absence de données concernant les projections thalamiques sur AEV.

## **Les projections thalamo-corticales ipsilatérales aux sites des lésions**

### **A. Mort neuronale**

Le chat adulte ayant subi des lésions quasi complètes et bilatérales des aires 17, 18 et 19 montre une mort neuronale importante par rapport au nombre calculé chez le chaton de deux semaines, qui se rapproche des résultats obtenus chez le chat adulte normal. La figure 37 donne une représentation graphique des données obtenues entre le chat adulte ayant subi des lésions massives des aires visuelles 17, 18 et 19 et le chat adulte normal.

Les résultats montrent une légère baisse du nombre de cellules totales pour l'ensemble des couches laminaires du LGNd et du MIN alors que dans LPI et LPI<sub>i</sub>, le nombre a augmenté légèrement entre les données obtenues chez le chat adulte normal et le chat adulte ayant subi des lésions périnatales quasi complètes et bilatérales des aires 17, 18 et 19. Toutefois, ces différences ne sont pas significatives lorsqu'elles sont soumises au test de comparaison des distributions de Mann-Whitney. Il est possible qu'un plus grand nombre de données puisse toutefois établir une différence entre les deux groupes.



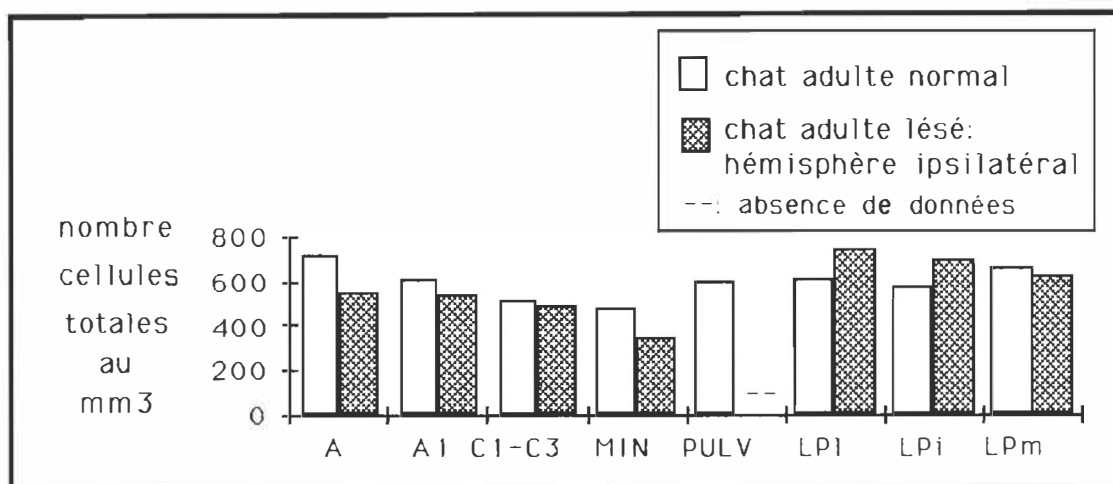


Fig. 37 - Représentation graphique du nombre de cellules totales calculées dans chacune des subdivisions thalamiques étudiées chez le chat adulte normal et chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales et quasi complètes des aires visuelles 17, 18 et 19 (hémisphère ipsilatéral aux sites des lésions). Les données statistiques n'ont pas été ajoutées car aucune différence significative n'est observée entre les deux groupes.

## **B. Modification dans les ratios de projections thalamo-corticales**

Des lésions périnatales massives des aires 17, 18 et 19 chez le chaton entraînent des modifications importantes dans certaines projections thalamo-corticales par rapport aux projections observées chez le chat adulte normal. La figure 38 donne une représentation graphique des projections thalamiques sur les aires 17/18, PMLS, PLLS et AEV chez le chat adulte normal et chez le chat adulte ayant subi ces lésions périnatales.

### **1. Diminution des ratios**

D'abord, aucune subdivision thalamique présente, à l'âge adulte, suite à des lésions périnatales massives des aires 17, 18 et 19, une diminution significative ou une élimination complète de leurs projections sur les aires visuelles étudiées par rapport à ce qui est observé chez le chat adulte normal, à l'exception des projections sur l'aire 17/18 qui sont

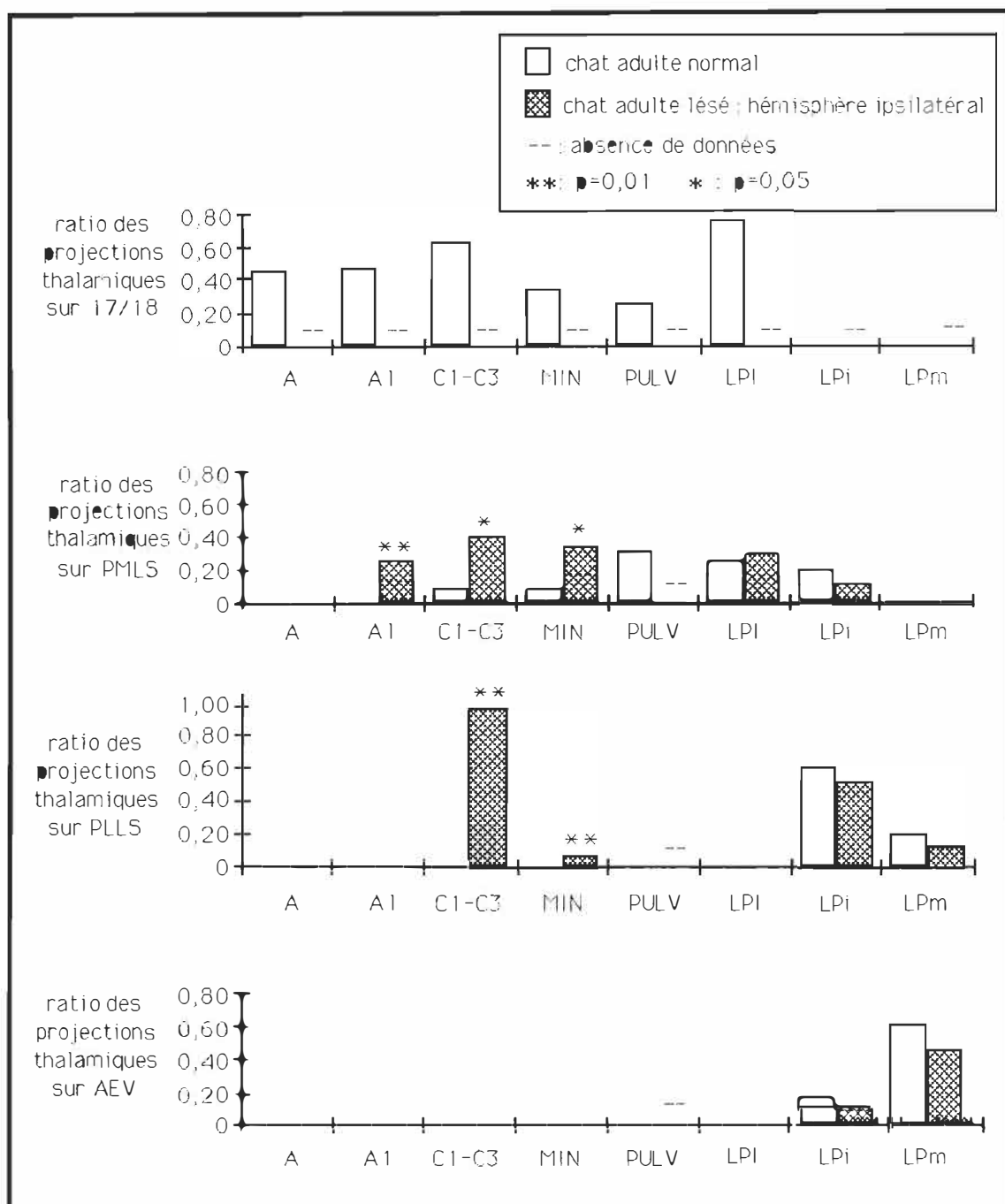


Fig. 38 - Représentation graphique des ratios des projections thalamo-corticales, pour chacune des subdivisions thalamiques, obtenus chez le chat adulte normal et le chat adulte ayant subi des lésions périnatales et massives des aires visuelles 17, 18 et 19. Les astérisques indiquent qu'une différence significative existe entre les deux groupes à partir du test statistique de Mann-Whitney. Les (--) indiquent une absence de données concernant les projections sur les aires concernées.

totale­ment absentes compte tenu de l'ablation de ces aires visuelles. Les projections sur les aires résiduelles n'ont pas été mentionnées étant donné les difficultés méthodologiques à les localiser précisément.

## **2. Augmentation de la proportion des projections**

Toutefois, des lésions massives des aires 17, 18 et 19 à la naissance entraînent à l'âge adulte une augmentation importante et significative des projections de la couche laminaire C1-C3 du LGNd et du MIN sur l'aire PMLS par rapport à ce qui est observé chez le chat adulte normal.

De plus, les données recueillies mettent en évidence des projections de la couche laminaire A1 sur PMLS alors qu'elles sont absentes chez le chat adulte normal et minimalement présentes chez le chaton âgé de deux semaines (voir figure 32).

D'autre part, la couche laminaire C1-C3 et le MIN ne présentent aucune projection sur PMLS chez le chaton âgé de deux semaines ni chez le chat adulte normal. Par contre, chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales et quasi complètes des aires visuelles 17, 18 et 19, nos données confirment des projections massives de C1-C3 sur cette aire et en proportion plus restreinte à partir du MIN.

## **3. Maintien des proportions des projections thalamo-corticales**

Certains noyaux thalamiques maintiennent, pour leur part, une proportion similaire de leurs projections sur les aires corticales étudiées à ce qui est observé chez le chat adulte normal malgré des lésions périnatales massives des aires visuelles 17, 18 et 19. C'est

le cas des projections du Complexe LP soit les efférences de LPI et de LPi sur PMLS, et de LPi et LPm sur PLLS et AEV.

### **C. Distribution différentielle**

La comparaison des projections thalamo-corticales chez le chat adulte normal, le chaton et le chat adulte ayant subi des lésions périnatales massives des aires 17, 18 et 19 met en évidence certains changements dans l'organisation anatomo-fonctionnelle des patrons de connexions.

La figure 39 dresse un patron schématique des projections thalamiques observées chez le chat adulte lésé et , par souci de comparaison, le patron schématique des connexions chez le chat adulte normal dressé à la figure 34 est ici reproduite.

La comparaison de ces deux figures montre certaines ressemblances ainsi que certaines différences issues de la réorganisation des connexions suite aux lésions périnatales des aires 17, 18 et 19.

D'abord, les projections thalamiques sur PMLS sont plus massives à partir de C1-C3 chez le chat adulte lésé. Au cours du processus de développement, la couche laminaire A1 présente des projections aberrantes sur PMLS à l'âge de deux semaines postnatales alors qu'elles sont absentes à l'âge adulte. Toutefois, suite à des lésions périnatales des aires 17, 18 et 19, ces projections se maintiennent.

Certaines subdivisions thalamiques présentent aucune projection sur PLLS au cours du développement mais en présentent suite à des lésions périnatales des aires visuelles 17, 18 et 19. C'est le cas notamment de la couche laminaire C1-C3 du LGNd qui montre

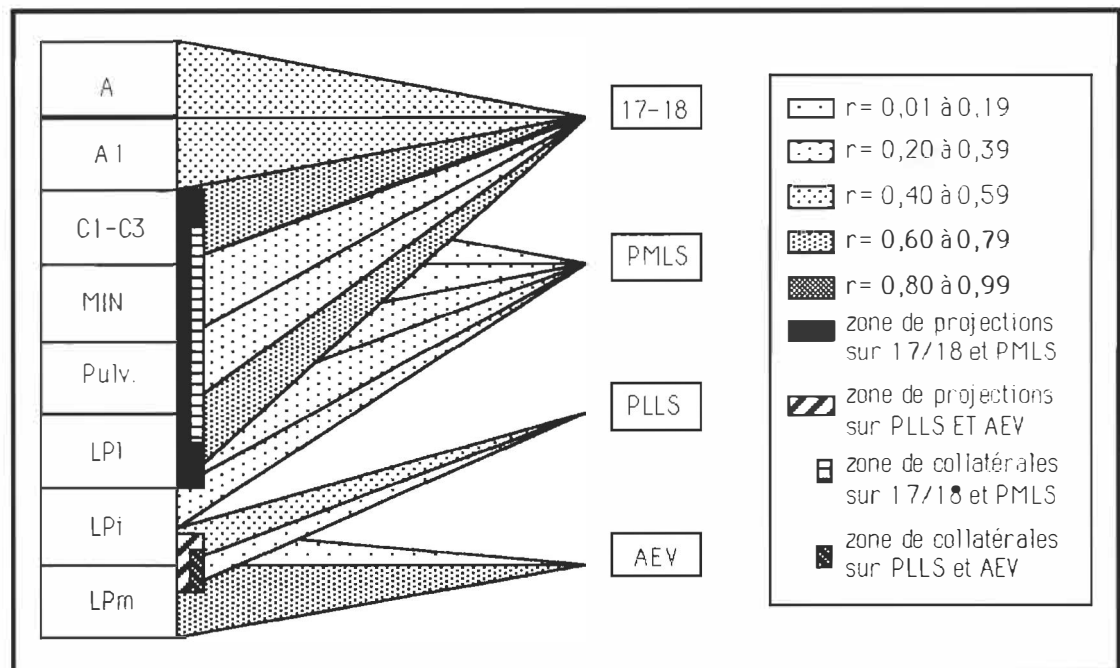


Fig. 34 - Représentation schématique des projections thalamiques sur les aires visuelles étudiées en tenant compte des ratios des projections calculés chez le chat adulte.

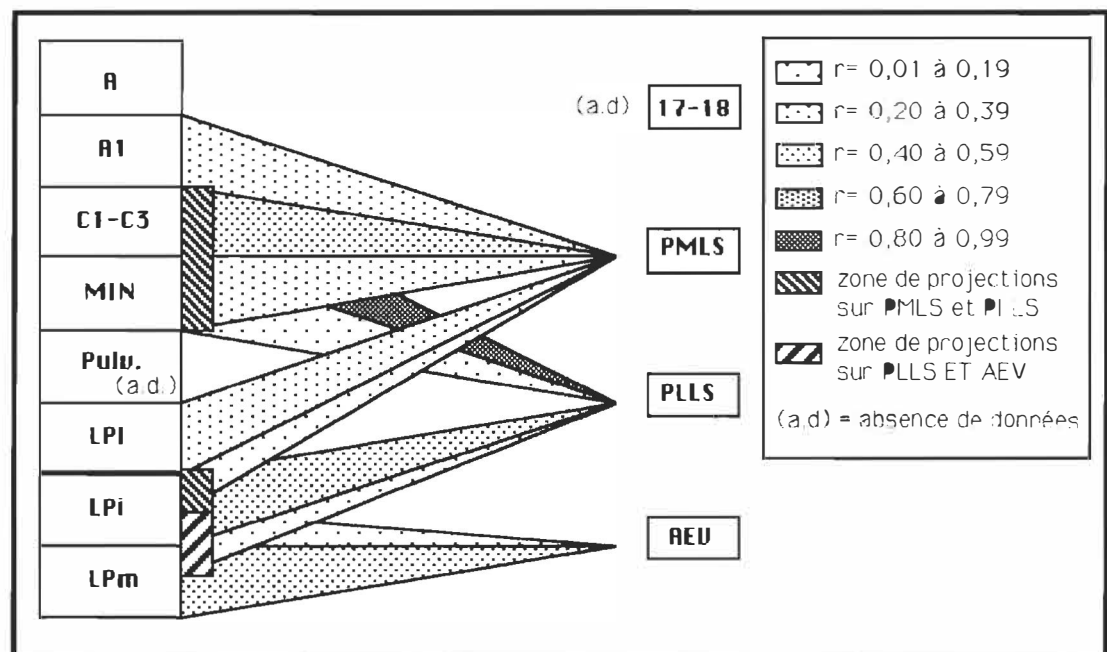


Fig. 39 - Représentation schématique des projections thalamiques sur les aires visuelles PMLS, PLLS et AEV en tenant compte des ratios des projections calculées chez le chat adulte ayant subi des lésions périnatales massives des aires 17, 18 et 19.

des projections massives sur PLLS chez le chat adulte lésé, ainsi que le MIN dont la densité de projections sur cette aire est faible mais présente. La subdivision intermédiaire du Complexe LP (LPi) exhibe une bande plus large de projections sur PLLS par rapport à ce qui est observé chez le chat adulte normal et le chaton.

En ce qui concerne les efférences thalamiques sur AEV, aucune modification n'est observée dans les connexions du chat adulte lésé dont le patron des projections est identique à ceux observés chez le chaton et le chat adulte normal.

Ainsi, la distribution différentielle des projections thalamiques sur les aires visuelles étudiées est en partie maintenue en deux sous-systèmes anatomo-fonctionnels suite à des lésions des aires visuelles striées et péristriées. Cet énoncé est particulièrement vrai en ce qui concerne le deuxième sous-système qui comprend les projections de LPi et LPm sur PLLS et AEV où seule une bande plus large de projections sur PLLS est observée à partir de la subdivision LPi. Le premier sous-système est davantage modifié par l'absence des aires striée et péristriée et la réorganisation anatomique des projections, dont notamment la présence de connexions exubérantes à partir de C1-C3 et du MIN sur PLLS, et le maintien des projections transitoires de la couche A1 sur PMLS.

Ceci laisse suggérer que, suite à des lésions périnatales et massives des aires 17, 18 et 19, les subdivisions postéromédiane et postérolatérale de l'aire visuelle LSS assurent en partie une compensation fonctionnelle. De plus, étant donné le caractère primaire des aires lésées et l'absence d'influence sur les projections thalamo-corticales du deuxième sous-système, ceci suggère que ce sous-système serait impliqué dans des processus de traitement de l'information visuelle d'ordre plus élevé.

### **Critique de la méthode**

La méthode de marquage rétrograde multiple en fluorescence utilisée dans cette recherche présente différents avantages mais également certains inconvénients.

D'abord, l'identification précise des sites d'injection, et ce, pour la plupart des techniques rétrogrades, chez des animaux d'âges différents cause certaines difficultés liées au changement important du volume cérébral durant la période de maturation du cortex. D'autre part, l'étendue des injections est parfois difficile à évaluer et à établir de façon précise. Selon Kennedy *et al.* (1988), il existe d'ailleurs une tendance à surestimer cette étendue. L'examen des sites d'injection dans la présente recherche a donc fait l'objet d'une observation minutieuse et ceux pouvant être arbitraires ont été rejetés.

L'utilisation des traceurs fluorescents est également incompatible avec les techniques usuelles de contre-coloration servant à l'identification des structures corticales et sous-corticales ce qui empêche l'observation simultanée de la cytoarchitecture et des traceurs rétrogrades. Cette lacune a été contournée en comparant les données obtenues avec des coupes contre-colorées adjacentes.

De plus, certains traceurs ont tendance à fuir le soma lorsqu'il est rempli, dont particulièrement le NY impliquant un marquage des cellules gliales avoisinantes. Ceci nécessite de les distinguer du marquage somatique rétrograde.

D'autre part, selon leurs propriétés physio-chimiques, la capacité des différents circuits neuronaux à transporter les différents traceurs fluorescents est mal définie et peut être différente selon les traceurs utilisés. De plus, cette même capacité peut éventuellement subir des modifications avec la maturation du système nerveux. Ces difficultés ne remettent pas en

cause les données relatives aux projections thalamo-corticales observées mais suggèrent de demeurer prudent dans l'interprétation des mesures quantitatives.

Cette technique présente toutefois l'avantage de montrer très peu d'autofluorescence dans le cortex et les structures sous-corticales. Les traceurs fluorescents ne sont pas transportés par les fibres sectionnées, et possèdent une très haute résolution permettant de visualiser des cellules faiblement marquées ce qui n'est pas le cas avec la technique de HRP. Certains de ces traceurs peuvent également être transportés sur de longues distances mettant ainsi en évidence des circuits neuronaux particuliers (Bentivoglio *et al.*, 1979b, 1980a, 1980b; Kuypers *et al.*, 1977; Sripanidkulchai et Wyss, 1986 ).

Enfin, cette technique permet l'étude de connexions multiples grâce à l'injection de plusieurs traceurs différents chez le même animal permettant ainsi l'étude différentielle des système de connexions et la mise en évidence des voies collatéralisées.



## **Discussion**

### **Aspects développementaux**

#### **A. Données générales**

Conformément à ce qui est généralement admis dans la littérature spécifiant que les projections thalamo-corticales visuelles sont déjà présentes et bien établies à la naissance dans un patron ipsilatéral (Abramson et Chalupa, 1985; Henderson et Blakemore, 1986; Raczkowski et Rosenquist, 1983), nos données corroborent cette affirmation et ce, autant lors des premiers jours postnataux que chez le chat adulte. En effet, nos données ne montrent aucune projection thalamique géniculée ou extra-géniculée (Complexe LP-Pulvinar) sur les aires corticales visuelles 17/18, PMLS, PLLS et AEV de l'hémisphère controlatéral.

Nos résultats démontrent toutefois plusieurs signes d'immaturité dans les structures sous-corticales et dans les patrons de connexions thalamo-corticales.

L'établissement des différentes couches laminaires caractéristiques du corps genouillé latéral dorsal (LGNd) chez le chat (ainsi que chez l'ensemble des mammifères) résulte d'une série ordonnée d'étapes dans le processus de maturation. Chez le chaton, à la naissance, l'axe rostro-caudal du LGNd est orienté plus verticalement. Durant les deux premiers mois postnataux, le LGNd effectue une rotation normale de 90° approximativement (Henderson et Blakemore, 1986). Nos données sur la configuration du LGNd chez le chaton comparées à celles chez le chat adulte confirment cet énoncé.

Il est bien reconnu qu'un phénomène régressif comme la nécrose cellulaire est présente au cours du processus de développement du système nerveux chez plusieurs espèces

de mammifères (Cowan *et al.*, 1984; Crépel *et al.*, 1976; Mariani et Changeux, 1981; Mariani, 1983).

Les cellules ganglionnaires de la rétine se projettent tôt avant la naissance sur le LGNd mais leur distribution est anormalement diffuse. A la naissance, selon Jacobs *et al.* (1984), la proportion de cellules ganglionnaires aberrantes connectées avec le LGNd serait particulièrement faible et en grande partie éliminée, probablement par nécrose cellulaire, à l'âge de 10 jours. Toutefois, nos résultats mettent en évidence que le nombre total de cellules dans les différentes couches laminaires du LGNd diminue dans une proportion de l'ordre de 60 % entre l'âge de deux semaines postnatales et l'âge adulte.

Koppel et Innocenti (1983), dans une étude quantitative, dénombraient 23 millions d'axones dans le corps calleux du chat adulte comparativement à 79 millions chez le chaton, une diminution de l'ordre de 70 %. Le nombre de cellules ganglionnaires et de leurs axones montre également une diminution importante de leurs projections rétiniennes sur le LGNd selon Ng et Stones (1982). Une étude de Kato (1987b) évalue à 50 % la diminution graduelle du nombre de cellules totales dans la couche V de l'aire 17 entre la naissance et la huitième semaine postnatale.

Nos mesures quantitatives dans le thalamus géniculé et le Complexe LP-Pulvinar confirment cette diminution importante de la densité neuronale, en ce qui concerne les noyaux thalamiques, entre l'âge de deux semaines postnatales et l'âge adulte dans une proportion analogue.

Les diminutions ainsi observées pourraient s'expliquer en partie par l'accroissement du volume cérébrale mais cette explication ne serait que partielle puisque des phénomènes comme la mort cellulaire, l'élimination de certaines connexions, la croissance

d'éléments neuropilaires et la réorganisation des patrons de projections thalamo-corticales sont bien confirmés (Innocenti et Caminiti, 1980; Innocenti et Clarke, 1984; Kato *et al.*, 1986; Price et Blakemore, 1985). Luskin et Shatz (1985) ont suggéré également que la migration cellulaire durant les premières semaines postnatales de la maturation du système nerveux pourrait réduire la densité du nombre de neurones.

Traditionnellement, la division du thalamus visuel en noyaux tient surtout de sa cytoarchitecture (Niimi *et al.*, 1973, 1974; Rioch, 1929). Toutefois, bien qu'il soit clair qu'il y ait des différences cytoarchitecturales entre les subdivisions du thalamus géniculé et extragéniculé chez le chat, cette cytoarchitecture seule fournit peu d'informations sur la manière dont cette différence architecturale est mise en relation avec les différences anatomo-fonctionnelles.

En déterminant des patrons de connexions, Graybiel (1972a, 1972b, 1972c) identifiait ainsi trois zones, le Pulvinar et les subdivisions latérale (LPI) et intermédiaire (LPi) du Complexe LP par leurs afférences du cortex visuel, des colliculi supérieurs et du prétectum. Symonds *et al.* (1981) concluaient que chacune de ces trois mêmes zones se projetait sur un groupe unique d'aires corticales avec peu d'entrecroisements dans les terminaisons corticales des trois zones. Ceci laissait suggérer à Symonds *et al.* (1981) la présence de groupes anatomo-fonctionnels distincts dans le Complexe LP-Pulvinar à partir de leurs patrons de connexions uniques. Berson et Graybiel (1983a) suggèrent les mêmes conclusions dans une étude sur les interconnexions thalamo-corticales.

Ces patrons de connexions ne tiennent pas compte toutefois de la portion médiane du Complexe LP (LPm) qui présente des efférences sur AEV (Gagnon, 1985; Miceli *et al.*, 1985; Mucke *et al.*, 1982; Olson et Graybiel, 1981, 1983, 1987). L'aire AEV était d'abord

reconnue comme une région corticale essentiellement auditive et polysensorielle (Bignall *et al.*, 1966; Graybiel, 1972b; Guiloff *et al.*, 1971). Cependant, Mucke *et al.* (1982) ainsi que Olson et Graybiel (1981) ont démontré que la région visuelle de AEV est bien distincte et se situe approximativement aux deux tiers postérieurs du flanc ventral de ce sulcus. Olson et Graybiel (1983, 1987), en employant des techniques électrophysiologiques, confirment ces résultats et ajoutent qu'une partie du flanc dorsal est aussi impliquée dans le processus visuel.

Nos données suggèrent ainsi la présence de deux groupes anatomo-fonctionnels dans le thalamus sur la base des patrons de connexions avec les aires corticales étudiées (17/18, PMLS, PLLS et AEV).

### **B. Un groupe anatomo-fonctionnel relié au traitement discriminatif**

Un premier groupe se définit par les projections du LGNd, du MIN, du Pulvinar, de LPI et de la limite latérale de LPI sur les aires 17/18 et/ou PMLS. Ce groupe est distinct à la fois chez le chat adulte et chez le chaton. Ces données sont en accord avec Kato *et al.* (1986), dans une étude employant la technique de marquage rétrograde HRP, qui avancent que les subdivisions du Complexe LP-Pulvinar telles que définies par leur patron de connexions seraient déjà bien établies dans une période postnatale précoce. Kato *et al.* (1986) identifiait toutefois des terminaisons axonales aberrantes dans les couches superficielles du cortex chez le chaton alors qu'elles se retrouvent principalement dans les couches profondes chez le chat adulte. Henderson et Blakemore (1986) arrivaient aux mêmes conclusions en utilisant la technique de marquage HRP-WGA et suggéraient que la plasticité néonatale des cellules corticales impliquerait une modulation locale des afférences synaptiques. Nos données confirment toutefois plusieurs signes d'immaturité.

Les projections des différentes couches laminaires du LGNd, soit de A et A1 sur les aires 17/18, et de C1-C3 sur à la fois 17/18 et PMLS chez le chat adulte, sont bien confirmées dans la littérature et appuyées par nos résultats (Birnbacher et Albus, 1987; Conley, 1988; Geisert, 1985; Kato *et al.*, 1986; Niimi *et al.*, 1981; Raczkowski et Rosenquist, 1980; Rauschecker *et al.*, 1987; Tong *et al.*, 1982) . Contrairement aux données préliminaires de Kato *et al.* (1986) qui ne précisent pas de projections des couches laminaires A et A1 sur PMLS chez le chaton, nos résultats démontrent que l'ensemble des couches laminaires du LGNd ont des projections sur 17/18 et PMLS. Ces efférences transitoires des couches A et A1 sur PMLS ont également été démontrées par Bruce et Stein (1988) ainsi que Tong *et al.* (1986). Nos résultats sont également en accord avec Henderson (1982) et Henderson et Blakemore (1986) sur la précocité de l'établissement des projections thalamo-corticales. Toutefois, nos données mettent en évidence des modifications dans les densités de projections entre le chaton âgé de deux semaines et le chat adulte dont notamment une diminution des densités de projections des couches laminaires A et A1 sur l'aire 17/18 et une augmentation à partir de C1-C3 sur cette même région corticale.

Le MIN a également des projections sur ces deux aires visuelles, et ce, autant chez le chat adulte (Berson et Graybiel, 1983; Kato *et al.*, 1986; Raczkowski et Rosenquist, 1983; Rosenquist *et al.*, 1974; Tong *et al.*, 1982; Tong et Spear, 1986) que chez le chaton (Bruce et Stein, 1988; Henderson et Blakemore, 1986; Kato *et al.*, 1986; Tong *et al.*, 1986). Nos résultats quantitatifs montrent également que la densité des projections du MIN n'est pas altérée au cours du processus de maturation malgré la nécrose cellulaire importante.

En ce qui concerne le noyau Pulvinar, Symonds *et al.* (1981) n'identifiaient pas de projections de ce noyau sur les aires 17/18 et PMLS, telles que nos résultats le mettent en évidence. Toutefois, Berson et Graybiel (1983b) démontrent la présence de projections du

Pulvinar sur PMLS ainsi que Kato *et al.* (1986), et Tong *et al.* (1982). La présence de projections à partir de la portion latérale du Pulvinar sur les aires 17/18 a également été démontrée par Berson et Graybiel (1983b) ainsi que Hugues (1980).

Chez le chaton, la présence de projections sur l'aire PMLS à partir du Pulvinar est mise en évidence par nos observation ce qui concordent avec les résultats de Kato (1987) ainsi que Kato et Kawaguchi (1985). Des projections à partir du Pulvinar sur la limite des aires 17/18 chez le chaton et l'augmentation significative de la densité des projections à l'âge adulte telles que mises en évidence par nos résultats ne sont pas rapportées par d'autres auteurs. La densité des projections observées chez le chaton est toutefois très faible ( $r=0,04$ ) et est issue de peu de données expérimentales. Il conviendrait donc de confirmer ces résultats avec un plus grand nombre de données. Toutefois, la plupart des études précitées utilisent la technique de HRP ou HRP-WGA, et il est démontré que la technique de fluorescence possède une résolution plus élevée. Cette différence méthodologique peut expliquer en partie l'écart des résultats obtenus.

Au niveau du Complexe LP, la subdivision latérale (LPI) chez le chat adulte présente une forte proportion d'efférences sur les aires 17/18 et PMLS ainsi que la portion latérale de LPI. Nos données sont en accord avec les résultats obtenus par nombres d'auteurs (Berson et Graybiel, 1978; 1983b; Kato *et al.*, 1986; Norita et Creutzfeldt, 1982; Raczkowski et Rosenquist, 1983; Symonds *et al.*, 1981; Tong et Spear, 1986; Tong *et al.*, 1982). Chez le chaton, ces mêmes distributions sont également confirmées par Kato (1987a) et Kato *et al.* (1986). Nos résultats quantitatifs précisent également un maintien dans les densités de projections de LPI sur 17/18 mais une diminution sur PMLS entre le chaton et le chat adulte. D'autre part, la zone de projections sur 17/18 est moins large chez le chat adulte pour se limiter à LPI.

Plusieurs des subdivisions de ce premier groupe présentent également des cellules collatéralisées ayant des projections à la fois sur les aires 17/18 et PMLS. Ceci indique que la même information est transmise simultanément à ces deux régions corticales ce qui supporte l'hypothèse d'un lien dans le rôle fonctionnel de chacune de ces régions. La présence de cellules collatéralisées sur ces deux régions à partir de la couche laminaire C1-C3 du LGNd, du MIN et de LPI est confirmée également par Tong et Spear (1986), et Kaufman *et al.* (1984) chez le chat adulte. Chez le chaton, Bruce et Stein (1988) ont mis en évidence des cellules collatéralisées sur les aires 17 et PMLS à partir des couches laminaires C1-C3 comme démontré par nos résultats mais également à partir des couches laminaires A et A1. La présence de cellules collatéralisées sur ces deux aires à partir de LPI chez le chaton n'est pas rapportée par d'autres auteurs mais ces résultats sont en accord avec l'importance des projections de cette subdivision à ces deux aires et la similitude dans les patrons de connexions observés chez le chat adulte. D'autre part, la présence de cellules collatéralisées sur les aires 17/18 et PMLS à partir du Pulvinar, telle que mise en évidence par nos résultats chez le chat adulte, n'est pas démontrée par d'autres études.

Nos résultats ne confirment toutefois pas les données de Tong et Spear (1986) qui déterminaient que la majorité des cellules de LPI présentaient des cellules collatéralisées sur les aires 17/18 et PMLS. Notre étude met en évidence certaines cellules dans LPI ayant des projections collatéralisées sur ces deux aires corticales, en nombre plus important que les autres subdivisions thalamiques étudiées tout comme Tong et Spear (1986) le précisent, mais elles ne constituent pas la majorité. Toutefois, certains facteurs méthodologiques peuvent influencer l'évaluation du nombre de cellules collatéralisées sur deux sites corticaux différents. Afin d'obtenir un marquage optimal dans la détermination du degré de divergence des projections, il est primordial, au préalable, que les injections corticales des traceurs

neuronaux soient pratiquées dans des sites rétinotopiques correspondants (Bullier *et al.*, 1984; Bullier et Kennedy, 1987).

L'ensemble des subdivisions thalamiques qui présentent des projections à la fois sur ces deux régions corticales présentent également des cellules collatéralisées sur ces mêmes régions, à l'exception du noyau Pulvinar chez le chaton. Ceci implique, comme le souligne Tong et Spear (1986), une redondance de l'information neuronale. Cette redondance ne signifie toutefois pas que les mêmes patrons de potentiels d'action arrivent aux deux régions corticales. En effet, l'efficacité synaptique différente des deux régions corticales peut facilement affecter les patrons de transmissions synaptiques. Par contre, cette redondance pourrait jouer éventuellement un rôle dans la coordination des fonctions réciproques à chacune des régions impliquées et jouer un rôle dans la réorganisation et la compensation fonctionnelle suite à des lésions corticales. Certains auteurs ont avancé également que ces cellules collatéralisées pourraient jouer un rôle dans l'élimination des projections transitoires. Nos résultats mettent en évidence que ces cellules sont présentes à la fois chez le chaton et le chat adulte ce qui suggère plutôt que l'élimination des projections transitoires est peu en relation avec l'élimination des voies collatéralisées ce qui abonde dans le sens de Innocenti *et al.* (1984) et Dionne (1985).

D'autre part, l'ensemble des subdivisions thalamiques qui projettent des afférences aux aires corticales visuelles 17/18 et/ou PMLS reçoivent des afférences réciproques de ces mêmes aires (Abramson et Chalupa, 1985; Berson et Graybiel, 1978, 1983a, 1983b; Hugues, 1980; Kato *et al.*, 1986; Kawamura *et al.*, 1974; Updyke, 1977, 1981).



Les subdivisions thalamiques de ce premier groupe, reçoivent également des projections massives et directes de la rétine (Berson et Graybiel, 1978; Bowling et Michael, 1984; Henderson et Blakemore, 1986; Leventhal *et al.*, 1985). En ce qui concerne le noyau Pulvinar, il reçoit également des projections directes de la rétine mais en nombre plus restreint au niveau de sa portion latérale identifiée par nos résultats comme ayant des projections à la fois sur l'aire 17/18 et PMLS (Berman et Jones, 1977, Kawamura *et al.*, 1979). De plus, il est reconnu que l'aire 17/18 est interreliée avec l'aire PMLS par voies cortico-corticales réciproques (Dionne, 1989; Gagnon, 1985; Heath et Jones, 1971; Kawamura et Naito, 1980; Squatrito *et al.*, 1981; Tong *et al.*, 1982).

Les différentes régions corticales et thalamiques de ce premier groupe sont donc fortement interconnectées entre elles, et ce, dès les premières semaines postnatales. De plus, les études électrophysiologiques déterminent un rôle primaire et à caractère rétinotopique à l'aire 17/18. Cette région inclut une représentation du champ visuel central (Diao *et al.*, 1990; Hubel et Wiesel, 1965, 1967; Tusa *et al.*, 1978, 1979) et elle est fortement reliée avec différentes aires corticales visuelles de l'hémisphère controlatéral par voie callosale (Berlucchi, 1972; Garey *et al.*, 1968; Innocenti, 1980; Segraves et Rosenquist, 1982).

Les neurones de la région corticale visuelle 17/18 sont sensibles à l'orientation, la direction du mouvement et la fréquence spatiale et ont des champs récepteurs plus restreints que ceux retrouvés au niveau de LSS et AEV (Albus, 1975; Albus et Beckmann, 1980; Hubel et Wiesel, 1962, 1965). Cette région est reconnue comme jouant un rôle dans le traitement discriminatif des informations visuelles et ces fonctions seraient déjà bien établies à la naissance (Albus et Wolf, 1984; Blakemore et Price, 1987; Blakemore et Van Sluyters, 1975; Braastad et Heggelund, 1985; Buisseret et Imbert, 1976; Bonds, 1979).

Les cellules de l'aire PMLS sont très sensibles à des stimuli en mouvement et un haut pourcentage d'entre elles manifestent une sélectivité directionnelle ce qui leur confèreraient un rôle dans la perception du mouvement (Spear et Baumann, 1975; Toyama et Kozasa, 1982; Toyama *et al.*, 1985, 1986a, 1986b, 1990; Wright, 1969). Elles se distinguent, selon Zumbroich *et al.* (1986), des cellules de PLLS par un champ récepteur moins large et une représentation topographique mieux ordonnée de l'espace visuel. De plus, selon Zumbroich et Blakemore (1987), les neurones de PMLS ressembleraient à celles de l'aire 17 dans leur sélectivité temporelle et spatiale avec une petite atténuation concernant les fréquences temporelles basses. Ces caractéristiques seraient déjà présentes à la naissance (McCall *et al.*, 1985; Price *et al.*, 1988; Zumbroich *et al.*, 1988).

Ainsi, ce sous-système de connexions thalamo-corticales est fortement appuyé par des afférences réciproques ainsi que par des afférences rétiniennes. Les études électrophysiologiques confirment également un rôle plus primaire de ce sous-système impliqué dans le traitement visuel discriminatif. Au niveau développemental, les bases de ce sous-système anatomo-fonctionnel sont déjà bien établies à deux semaines postnatales avec toutefois la présence de certains signes d'immaturité telles qu'une mort neuronale importante ainsi que certaines projections aberrantes des couches laminaires A et A1 sur l'aire PMLS chez le chaton, et une zone plus large de projections du n.LP sur la région corticale 17/18. Nos mesures quantitatives mettent en évidence également certaines modifications dans les densités de projections entre l'âge de deux semaines et l'âge adulte; notamment en ce qui concerne les projections de A et de A1 sur 17/18 et de LPI sur PMLS où une diminution de densité est observée, et de C1-C3 et du Pulvinar sur 17/18 où une augmentation de la densité des projections est démontrée. Ces résultats démontrent qu'à l'âge de deux semaines

postnatales, un processus de spécialisation anatomo-fonctionnelle est encore en opération et susceptible de modification en fonction de l'expérience visuelle ou de traumatisme cérébrale.

### **C. Un groupe anatomo-fonctionnel relié au mécanisme d'attention visuel**

Le deuxième groupe anatomo-fonctionnel identifié sur la base de nos résultats et des différentes études électrophysiologiques et anatomiques concerne les projections de LPi et de LPm sur les aires PLLS et AEV.

Nos résultats, chez le chat adulte, démontrent que seuls ces deux subdivisions thalamiques ont des projections sur ces deux aires visuelles corticales. En aucun cas, le LGNd ne présentent de projections sur ces aires visuelles chez le chaton et le chat adulte. Ces données concordent avec les résultats obtenus par nombre d'auteurs (Benedeck *et al.*, 1988; Berson et Graybiel, 1978; Gagnon, 1985; Graybiel, 1972a, 1972b, 1972c; Miceli *et al.*, 1984, 1986; Mucke *et al.*, 1982; Niimi *et al.*, 1974; Norita *et al.*, 1986; Olson et Graybiel, 1983, 1987; Roda et Reinoso-Suarez, 1983; Symonds *et al.*, 1981; Updyke, 1977).

Chez le chaton, le même patron de connexions thalamiques sur les aires visuelles PLLS et AEV a été observé. L'établissement précoce de ces projections thalamo-corticales est en accord avec les conclusions de Henderson et Blakemore (1986) qui précisent que la majeure partie des projections sous-corticales sur le cortex visuel apparaissent bien établies à la naissance. Nos résultats démontrent d'ailleurs que, malgré une mort neuronale importante entre l'âge de deux semaines et l'âge adulte, les projections de LPm et de la partie médiane de LPi sur les aires PLLS et AEV se maintiennent dans une proportion similaire. Ces résultats

supportent donc l'hypothèse que la plasticité néonatale pourrait impliquer une modulation locale des inputs synaptiques.

D'autre part, nos résultats démontrent que la limite des subdivisions LPi et LPm présente en grande quantité des cellules collatéralisées sur PLLS et AEV, et ce, tant chez le chaton que chez le chat adulte. Cette redondance de l'information pourrait également jouer un rôle dans la compensation fonctionnelle suite à des lésions corticales impliquant le rôle assuré par ces aires visuelles.

Les subdivisions thalamiques LPi et LPm qui projettent des efférences aux aires visuelles PLLS et AEV sont reconnues comme recevant des fibres denses des colliculi supérieurs (Berson et Graybiel, 1978; Graham, 1977; Graybiel, 1972c; Graybiel et Nauta, 1971). Ces subdivisions reçoivent également des afférences réciproques de ces aires visuelles (Higo et Kawamura, 1984; Norita *et al.*, 1986; Olson et Graybiel, 1983). De plus, il est démontré que l'aire AEV est interconnectée par voies cortico-corticales avec l'aire corticale visuelle LSS, dont notamment PLLS et PMLS (Mucke *et al.*, 1982; Norita *et al.*, 1986).

Les neurones de AEV ont de plus des champs récepteurs beaucoup plus larges que ceux rencontrés dans LSS ou l'aire 17/18, et ne présentent pas d'organisation rétinotopique claire (Albus, 1975; Albus et Beckmann, 1980; Norita *et al.*, 1986). Les champs récepteurs de LSS sont très grands mais ils n'atteignent pas ceux des neurones de AEV (Mucke *et al.*, 1982; Olson et Graybiel, 1981). En ce qui concerne les cellules de PLLS, leurs caractéristiques ressemblent à celles de PMLS mais, selon Zumbroich *et al.* (1986), les cellules de PLLS auraient une représentation topographique moins ordonnée de l'espace visuel.

L'aire AEV est également interconnectée avec plusieurs structures sous-corticales impliquées dans des fonctions oculomotrices telles les colliculi supérieurs et les noyaux pontiques et du striatum (Norita *et al.*, 1986). AEV pourrait donc jouer un rôle dans la coordination d'ajustements sensori-moteurs et éventuellement dans des mécanismes attentionnels étant donné la présence de connexions avec différentes structures limbiques telles que le cortex cingulé et les aires 35 et 36 (Norita *et al.*, 1986). Selon Cranford *et al.* (1976), LPm recevrait des afférences du cortex insulo-orbital identifié comme une région d'association sensorielle.

Au niveau développemental, les patrons de connexions observés entre le chaton âgé de deux semaines et le chat adulte sont très similaires ce qui met en évidence la précocité de l'établissement de l'organisation anatomique entre le thalamus extra-géniculé et les aires PLLS et AEV. Des phénomènes comme la mort neuronale sont encore bien présents mais elle a peu d'impacts sur l'organisation des projections thalamiques sur ces aires visuelles puisque nos données quantitatives confirment un maintien dans la proportion de ces projections.

### **Aspects régénératifs**

#### **A. Données générales**

Il est bien établi que le processus développemental du système nerveux et des circuits neuronaux est grandement influencé par les expériences visuelles précoces (Fregnac et Imbert, 1984), et, par exemple, influencer certains phénomènes comme l'élimination neuronale durant le développement des colonnes de dominance oculaire (LeVay *et al.*, 1978, 1980; Swindale *et al.*, 1981) ou encore, le développement des connexions callosales (Cusick et Lund, 1982; Innocenti et Frost, 1980; Lund *et al.*, 1978). Toutefois, l'ensemble de ces

modifications sont restreintes à certaines périodes critiques postnatales qui correspondent généralement entre quatre semaines et trois mois (Cynader, 1983; Hubel et Wiesel, 1970).

Le phénomène de récupération fonctionnelle et de réorganisation neuronale suite à des lésions corticales observe le même principe. Une étude d'Innocenti *et al.* (1988) démontrent d'ailleurs que des projections transitoires des aires auditives aux aires visuelles peuvent être préservées à l'âge adulte par des lésions partielles des aires visuelles 17/18 peu après la naissance et la deuxième semaine postnatale.

Des lésions périnatales et massives aux aires visuelles primaires telles que les aires 17, 18 et 19 entraînent généralement une dégénérescence importante des cellules des différentes couches laminaires du LGNd avec lesquelles elles sont interconnectées (Kalil et Behan, 1987). Nos résultats quantitatifs du nombre de cellules totales dans les différentes couches laminaires du LGNd ne diffèrent toutefois pas significativement du nombre calculé chez le chat adulte normal. Par contre, il convient de préciser que nos calculs sont effectués sur une superficie restreinte et que l'ensemble d'une couche laminaire démontre vraisemblablement une diminution du nombre de cellules puisqu'elles apparaissent rétrécies chez le chat adulte ayant subi des lésions massives et périnatales des aires 17, 18 et 19 par rapport au chat adulte normal.

De plus, les différentes couches laminaires du LGNd chez le chat lésé n'ont pas complété leur rotation normale au cours du processus de développement démontrant une rotation partielle dans le plan para-sagittal. Ces données concordent avec les observations de Kalil (1984, 1980, 1978).

Nos résultats démontrent que des lésions périnatales massives aux aires visuelles 17, 18 et 19 chez le chaton entraînent des modifications dans les patrons de connexions

thalamo-corticales. De plus, ces modifications sont présentes en majeure partie presque'exclusivement au niveau du premier groupe anatomo-fonctionnel décrit précédemment.

### **B. Modification du patron de connexions du premier groupe thalamo-cortical**

D'abord nos données confirment que des projections transitoires chez le chaton à partir de la couche laminaire A1 sur PMLS sont maintenues suite à des lésions périnatales des aires 17, 18 et 19. De plus, la densité de ces projections ainsi que celles de la couche laminaire C1-C3 sur PMLS augmentent suggérant que le phénomène de mort neuronale épargne en grande partie les projections à cette aire visuelle. Ces résultats sont en accord avec ceux de Kalil (1984). Ce dernier identifie également des projections de la couche A sur PMLS chez le chat lésé ce qui n'est pas confirmé par nos résultats. Le MIN présente également une augmentation significative de sa densité de projections sur PMLS. Cette augmentation des densités de projections observées viennent confirmer les conclusions de Tong *et al.* (1984) dans une étude utilisant une technique autoradiographique de transport transneuronal.

Ces données anatomiques viennent appuyer également les résultats d'études électrophysiologiques qui déterminent que les neurones de l'aire PMLS assurent une compensation fonctionnelle suite à des lésions précoces des aires visuelles striée et péristriées (17, 18 et 19). Des lésions similaires à l'âge adulte ne favorisent pas cette compensation des cellules de PMLS et entraînent même une perte de leurs propriétés habituelles (Guido *et al.*, 1990; Kalil et Behan, 1987; McCall *et al.*, 198; Spear *et al.*, 1980, 1988; Spear, 1988; Tong *et al.*, 1984). Il est démontré, par ailleurs, que les aires striée et péristriées

controlatérales ne seraient pas impliquées dans la compensation fonctionnelles de PMLS (Guido *et al.*, 1990; Tong *et al.*, 1987)

De plus, nos données confirment la présence de projections massive à partir de la couche laminaire C1-C3 et plus restreintes à partir du MIN sur l'aire PLLS suite à des lésions massives et périnatales des aires visuelles 17, 18 et 19 alors que ces projections sont totalement absentes chez le chaton et le chat adulte. Ces données anatomiques confèrent donc un rôle à PLLS dans la compensation fonctionnelle suite à de telles lésions périnatales. Toutefois, les études actuelles se sont surtout intéressées au rôle assuré par l'aire PMLS et il conviendrait d'étudier plus substantiellement les modifications fonctionnelles de l'aire PLLS suite à des lésions massives des aires visuelles primaires.

Différents phénomènes semblent donc influencer le processus de compensation fonctionnelle suite à des lésions massives et périnatales des aires 17, 18 et 19. D'une part, nos données mettent en évidence le maintien de projections normalement transitoires. Mais cette seule hypothèse est insuffisante puisque certaines projections absentes chez le chaton et le chat adulte sont présentes chez le chat lésé laissant supposer une influence de la migration cellulaire au cours du processus de développement et de réorganisation des circuits neuronaux. Il est reconnu également que les cellules des différentes couches laminaires du LGNd chez le chat lésé développent des champs récepteurs presque trois fois supérieur à la normale (Kalil, 1984; Tumosa *et al.*, 1989, Weber *et al.*, 1989).

D'autre part, nos données indiquent une absence d'influence chez le chat lésé, des projections thalamo-corticales de l'hémisphère controlatéral aux sites des lésions. Par contre, plusieurs études démontrent que de telles lésions ont des effets sur les projections cortico-corticales interhémisphériques telles que le maintien de projections normalement transitoires



(Innocenti *et al.*, 1988; Dionne, 1989). Ces données suggèrent que le maintien des projections thalamo-corticales de l'hémisphère controlatéral favoriserait par voies cortico-corticales un input vers des aires visuelles dont la fonction est généralement différente de celle observée chez le chat adulte normal.

La présence de cellules collatéralisées chez le chaton et le chat adulte normal assure également une redondance de l'information visuelle sur les structures corticales. Cette redondance pourrait être impliquée dans les modifications observées dans les rôles fonctionnelles de LSS suite à des lésions massives et périnatales des aires 17, 18 et 19 puisqu'il est démontré que ces projections thalamo-corticales collatéralisées ne sont pas transitoires chez le chaton.

### **C. Le deuxième groupe thalamo-cortical**

Nos résultats démontrent que le patron de connexions thalamo-corticales du deuxième groupe anatomo-fonctionnel décrit précédemment est peu influencé par des lésions périnatales et massives des aires visuelles primaires striée et péristriées.

En effet, les projections thalamiques sur l'aire visuelle AEV ne subissent aucune réorganisation par rapport à ce qui est observé chez le chat adulte normal. Les projections habituelles sur PLLS sont également maintenues dans leur topographie normale à l'exception d'une zone plus large de projections à partir de la portion latérale de LPi. Il convient toutefois de mentionner que la délimitation des différentes zones du Complexe LP est modifiée par la dégénérescence neuronale suite aux lésions corticales. Ainsi, l'élargissement de la zone de projections de LPi sur PLLS peut éventuellement être moins importante qu'elle paraît subjectivement.

Étant donné le caractère primaire des régions corticales lésées et le peu d'influence de ces lésions dans le patron de connexions de ce deuxième sous-système thalamique efférent, ces observations viennent appuyer l'hypothèse que ce sous-système serait distinct et impliqué dans des processus de traitement de l'information visuelle d'ordre plus élevé.

Finalement, il semble que des lésions massives et périnatales de régions corticales de majeure importance telles que les aires visuelles 17, 18 et 19 entraînent des modifications substantielles dans l'organisation des projections thalamo-corticales qui impliquent plus directement les régions corticales et sous-corticales avec lesquelles ces aires sont habituellement interreliées. Nos données neuroanatomiques viennent ainsi appuyer les conclusions électrophysiologiques qui accordent un rôle à LSS dans la compensation et la réorganisation anatomo-fonctionnelle suivant des lésions périnatales aux aires visuelles 17, 18 et 19.

Comme mentionné précédemment toutefois, la réorganisation des patrons de connexions dans le processus développemental et suite à des lésions corticales périnatales n'est pas le seul phénomène en cause dans le développement du système visuel et la compensation fonctionnelle (Kalil et Behan, 1987; McCall *et al.*, 1988; Spear *et al.*, 1988). La présence de phénomène régressif est reconnue comme jouant un rôle déterminant dans la maturation du système nerveux (Price et Blakemore, 1985) et dans l'établissement des périodes critiques (Changeux, 1983). A la naissance, l'information synaptique acheminée aux différentes aires corticales est fortement redondante. Le développement du système nerveux est sûrement influencé fortement par divers phénomènes prédéterminés et par sa mise en relation avec l'expérience (Spear *et al.*, 1988).

Des études plus approfondies sur la réorganisation des voies thalamo-corticales suite à des lésions périnatales des aires visuelles primaires viendraient appuyer les résultats obtenus, dans la présente étude, avec un nombre restreint de l'échantillon, dont notamment les données observées concernant les projections de la couche laminaire A1 et du MIN sur l'aire visuelle PLLS.

De plus, des différences neurochimiques sont bien identifiées au niveau du système nerveux. L'étude, par le biais de méthodes immunohistochimiques basées sur les anticorps monoclonaux, de ces différences neurochimiques dans l'organisation des projections thalamo-corticales au niveau développemental et régénératif pourrait apporter des données intéressantes et supplémentaires concernant la plasticité néonatale de ces systèmes, et la nature ainsi que la différenciation des rôles de chacun de ces sous-systèmes dans le traitement de l'information visuelle.

## **Conclusion**

La présente étude avait pour objectif de comparer l'organisation anatomo-fonctionnelle des projections thalamiques géniculées (LGNd) et du Complexe LP-Pulvinar sur les aires corticales visuelles 17/18, PMLS, PLLS et AEV chez le chaton, le chat adulte et le chat adulte ayant subi des lésions périnatales des aires visuelles 17, 18 et 19.

L'organisation topographique et quantitative de ces voies géniculées et extra-géniculées sur les aires visuelles étudiées a été examinée en employant la technique de marquage cellulaire multiple rétrograde en fluorescence.

Nos résultats mettent en évidence une organisation topographique différentielle des projections thalamo-corticales en deux familles distinctes. Un premier système correspondant aux projections du LGNd, du MIN, du Pulvinar, de LPI et de la portion latérale de LPI sur les aires corticales visuelles 17/18 et PMLS serait impliqué dans des processus plus fondamentaux de traitement visuel discriminatif. Le second système correspondant aux projections de la portion médiane de LPI et de LPM sur les aires corticales visuelles PLLS et AEV serait impliqué dans des processus d'ordre plus élevé tels que la coordination des comportements d'ajustement sensori-moteur et des mécanismes attentionnels.

Ces systèmes efférents sont en grande partie bien établis à deux semaines postnatales. Nos résultats démontrent toutefois plusieurs signes d'immaturité tels que la présence d'une mort neuronale importante au niveau de l'ensemble des subdivisions thalamiques, l'élimination de certaines connexions transitoires telles que celles des couches

laminaires A et A1 du LGNd sur l'aire PMLS, ainsi que des changements dans les densités de projections thalamo-corticales de certaines subdivisions thalamiques ou des maintiens de ces densités malgré une mort neuronale importante. Ces résultats confirment, qu'à l'âge de deux semaines postnatales, l'élimination axonale et l'organisation des projections thalamiques sur les aires corticales visuelles étudiées ne sont pas encore achevées.

D'autre part, nos résultats démontrent que des lésions périnatales aux aires visuelles primaires 17, 18 et 19 entraînent des modifications dans l'organisation des voies thalamo-corticales qui impliquent principalement les projections du premier sous-système anatomo-fonctionnel. Ces données viennent appuyer les études confirmant le rôle PMLS dans la compensation fonctionnelle suite à de telles lésions périnatales, mais également un rôle à la subdivision postérolatérale de LSS (PLLS).

## **Appendice**

### **Liste des abréviations**

A	Couche laminaire A du corps genouillé latéral dorsal
A1	Couche laminaire A1 du corps genouillé latéral dorsal
a.d.	Absence de donnée
AEV	Aire visuelle ectosylvienne antérieure
ALLS	Subdivision antérolatérale de l'aire suprasylvienne latérale
AMLS	Subdivision antéromédiane de l'aire suprasylvienne latérale
ARN	Acide ribonucléique
C1-C3	Couche laminaire C1-C3 du corps genouillé latéral dorsal
Complexe LP-Pulvinar	Noyaux thalamiques latéro-postérieurs et Pulvinar
DLS	Subdivision dorsale de l'aire visuelle suprasylvienne latérale
EB	Traceur fluorescent Evans Blue
FB	Traceur fluorescent Fast Blue
FG	Traceur fluorescent FluoroGold
Fig.	Figure
g	gramme
i.c.	Injection intracardiaque
i.m.	Injection intramusculaire
kg	kilogramme
LGNd	Corps genouillé latéral dorsal
LM-Sg	Partie latéro-médiane des noyaux Supragéniculés
LPi	Subdivision intermédiaire du noyau latéral postérieur
LPI	Subdivision latérale du noyau latéral postérieur
LPm	Subdivision médiane du noyau latéral postérieur
LSS	L'aire visuelle suprasylvienne latérale



mg	milligramme
MIN	Noyau intralaminaire médian du thalamus
ml	millilitre
mm <sup>2</sup>	millimètre carré
mm <sup>3</sup>	millimètre cube
n1	nombre d'éléments dans l'échantillon 1
n2	nombre d'éléments dans l'échantillon 2
n.LP	Noyaux latéro-postérieurs
no.	numéro
nm	nanomètre
NY	Traceur fluorescent Nuclear Yellow
p	Valeur de la probabilité d'aucun écart significatif entre deux distributions
pH	Coefficient déterminant l'acidité ou la basicité du milieu
Pulv	Noyau Pulvinar du thalamus
PMLS	Subdivision postéromédiane de l'aire visuelle suprasylvienne latérale
PLLS	Subdivision postérolatérale de l'aire visuelle suprasylvienne latérale
P/V	Par volume
r	Ratio du nombre de cellules marquées sur le nombre de cellules totales pour une région donnée.
RITC	Traceur fluorescent Rhodamine-β-isothiocyanate
μl	microlitre
μm	micromètre (micron)
VLS	Subdivision ventrale de l'aire visuelle suprasylvienne latérale
z	Valeur de la cote z

### **Remerciements**

L'auteur désire exprimer sa reconnaissance à son directeur de mémoire, monsieur Dom Miceli, Ph.D., pour l'assistance et l'excellence de son travail à l'élaboration de ce manuscrit. Remerciements au CRSNG pour le support financier octroyé afin de mener à terme ce projet de recherche. L'auteur remercie vivement l'équipe du Laboratoire de Neuropsychologie Expérimentale de l'Université du Québec à Trois-Rivières, et tout particulièrement, monsieur Luc Marchand et madame Andrée de la Chevrotière pour leur précieuse aide technique.

## **Références**

- ABRAMSON, B.P., CHALUPA, L.M. (1985). The laminar distribution of cortical connections with the tecto- and cortico-recipient zones in the cat's lateral posterior nucleus. *Neuroscience*, vol. 1, no 1, 81-95.
- ABRAMSON, B.P., CHALUPA, L.M. (1988). Multiple pathways from the superior colliculus to the extrageniculate visual thalamus of the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 271, 397-418.
- ALBUS, K. (1975). Predominance of monocularly driven cells in the projection area of the central visual field in cat's striate cortex. *Brain Research*, 89, 341-347.
- ALBUS, K., BECKMANN, R. (1980). Second and third visual areas of the cat: Interindividual variability in retinotopic arrangement and cortical location. *Journal of Physiology*, 299, 247-276.
- ALBUS, K., WOLF, W. (1984). Early post-natal development of neuronal function in the kitten's visual cortex: A laminar analysis. *Journal of Physiology*, 348, 153-185.
- ASCHOFF, A., HOLLANDER, H. (1982). Fluorescent compounds as retrograde tracers compared with horseradish peroxidase (HRP). I. A parametric study in the central visual system of the albino rat. *Journal of Neuroscience Methodology*, 6, 179-197.
- BENEDEK, G., MUCKE, L., NORITA, M., ALBOWITZ, B., CREUTZFELDT, O.D. (1988). Anterior ectosylvian visual area (AEV) of the cat: Physiological properties, in Hicks, T.P. et Benedek, G. (eds): *Progress in Brain Research*, 75, (pp. 245-255). Elsevier Science Publishers B.V.
- BENTIVOGLIO, M., VANDERKOOY, D., KUYPERS, H.G.J.M. (1979a). The organization of the efferent projections of the substantia nigra in rat. A retrograde fluorescent double labeling study. *Brain Research*, 174, 1-17.
- BENTIVOGLIO, M., KUYPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOETS, C.E., DANN, O. (1979b). Fluorescent retrograde neuronal labeling in rat by means of substances binding specifically to adenine-thymine rich DNA. *Neuroscience Letters*, 12, 235-240.
- BENTIVOGLIO, M., KUYPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOETS, C.E. (1980a). Retrograde neuronal labeling by means of bisbenzimidazole and nuclear yellow (Hoechst S 769121). Measures to prevent diffusion of the tracers out of retrogradely labeled neurons. *Neuroscience Letters*, 18, 19-24.

- BENTIVOGLIO, M., KUYPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOETS, C.E., LOEWE, H., DANN, O. (1980b). Two new fluorescent retrograde neuronal tracers which are transported over long distances. *Neuroscience Letters*, 18, 25-30.
- BERKLEY, M.A., SPRAGUE, J.M. (1979). Striate cortex and visual acuity functions in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 187, 679-702.
- BERLUCCHI, G. (1972). Anatomical and physiological aspects of visual functions of corpus callosum. *Brain Research*, 37, 371-392.
- BERMAN, N., JONES E.G. (1977). A retino-pulvinar projection in the cat. *Brain Research*, 134, 237-248.
- BERSON, D.M., GRAYBIEL, A.M. (1978). Parallel thalamic zones in the LP-Pulvinar complex of the cat identified by their afferent and efferent connections. *Brain Research*, 147, 139-148.
- BERSON, D.M., GRAYBIEL, A.M. (1983a). Subsystems within the visual association cortex as delineated by their thalamic and transcortical affiliations. *Progress in Brain Research*, 58, 229-238.
- BERSON, D.M., GRAYBIEL, A.M. (1983b). Organization of the striate-recipient zone of the cat's lateralis posterior pulvinar complex and its relations with the geniculostriate system. *Neuroscience*, 9, 337-372.
- BIGNALL, K.E., IMBERT, M., BUSER, P. (1966). Optic projections to non-visual cortex of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 29, 396-409.
- BIRNBACHER, D., ALBUS, K. (1987). Divergence of single axons in afferent projections to the cat's visual cortical areas 17, 18, and 19: a parametric study. *The Journal of Comparative Neurology*, 261, 543-561.
- BLAKEMORE, C., COOPER, G.F. (1970). Development of the brain depends on the visual environment. *Nature*, 228, 477-478.
- BLAKEMORE, C., VAN SLUYTERS, R.C. (1975). Innate and environmental factors in the development of the kitten's visual cortex. *Journal of Physiology*, 248, 663-716.
- BLAKEMORE, C., PRICE, D.J. (1987). The organization and post-natal development of area 18 of the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, 384, 263-292.
- BONDS, A.B. (1979). Development of orientation tuning in the visual cortex of kittens. In R.D. Freeman (ed.): *Developmental Neurobiology of Vision* (pp. 31-41). Plenum: New York.
- BOWLING, D.B., MICHAEL, C.R. (1984). Terminal patterns of single, physiologically characterized optic tract fibers in the cat's lateral geniculate nucleus. *The Journal of Neuroscience*, vol. 4, no. 1, 198-216.

- BRAASTAD, B.O., HEGGELUND, P. (1985). Development of spatial receptive-field organization and orientation selectivity in kittens striate cortex. *Journal of Neurophysiology*, 53, 1158-1178.
- BRUCE, L.L., STEIN, B.E. (1988). Transient projections from the lateral geniculate to the posteromedial lateral suprasylvian visual cortex in kittens. *The Journal of Comparative Neurology*, 278, 287-302.
- BUISSERET, P., IMBERT, M. (1976). Visual cortical cells: Their developmental properties in normal and dark reared kittens. *Journal of Physiology*, 53, 511-525.
- BULLIER, J., KENNEDY, H., SALINGER, W. (1984). Bifurcation of subcortical afferents to visual areas 17, 18 and 19 in the cat cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, 228, 309-328.
- BURROWS, G.R., HAYHOW, W.R. (1971). The organization of the thalamocortical visual pathways in the cat. *Brain, Behavior and Evolution*, 4, 220-272.
- CHANGEUX, J.-P. (1983). *L'homme neuronal*. Paris: Librairie Arthème Fayard.
- CLARE, M.H., BISHOP, G.H. (1954). Responses from an association area secondarily activated from optic cortex. *Journal of Neurophysiology*, 17, 271-277.
- CLARKE, P.G.H., COWAN, W.M. (1976). The development of the isthmo-optic tract in the chick, with special reference to the occurrence and connection of developmental errors in the location and connection of isthmo-optic neurons. *The Journal of Comparative Neurology*, 167, 143-163.
- CONLEY, M. (1988). Laminar organization of geniculostriate projections. A common organizational plan based on layers rather than individual functional classes. *Brain, Behavior, and Evolution*, 32, 187-192.
- CORNWELL, P., RAVIZZA, R., PAYNE, B. (1984). Extrinsic visual and auditory cortical connections in the 4-day-old kittens. *The Journal of Comparative Neurology*, 229, 97-120.
- COWAN, W.M., FAWCETT, J.W., O'LEARY, D.D.M., STANFIELD, B.B. (1984). Regressive events in neurogenesis. *Science*, 225, 1258-1265.
- CRANFORD, J.L., LADNER, S.J., CAMPBELL, C.B.G., NEFF, W.D. (1976). Efferent projections of the insular and temporal neocortex of the cat. *Brain Research*, 117, 195-210.
- CREPEL, F., MARIANI, F., DELHAYE-BOUCHARD, N. (1976). Evidence for a multiple innervation of Purkinje cells by climbing fibres in the immature rat cerebellum. *Journal of Neurobiology*, 7, 567-578.
- CUSICK, C.G., LUND, R.D. (1982). Modification of visual callosal projections in rats. *The Journal of Comparative Neurology*, 212, 385-398.

- CYNADER, M. (1983). Prolonged sensitivity to monocular deprivation in dark-reared cats: Effects of age and visual exposure. *Developmental Brain Research*, 8, 155-164.
- DAW, N.W., WYATT, H.J. (1976). Kittens reared in a unidirectional environment: evidence for a critical period. *Journal of Physiology*, 257, 155-170.
- DEHAY, C., BULLIER, J., KENNEDY, H. (1984). Transient projections from the fronto-parietal and temporal cortex to areas 17, 18 and 19 in the kitten. *Experimental Brain Research*, 57, 208-212.
- DEHAY, C., BULLIER, J., KENNEDY, H. (1988). Characterization of transient cortical projections from auditory somatosensory and motor cortices to visual areas 17, 18 and 19 in the kittens. *The Journal of Comparative Neurology*, 272, 68-89.
- DE OLMOS, J., HEIMER, L. (1980). Double and triple labeling of neurons with fluorescent substances; the study of collateral pathways in the ascending raphe system. *Neuroscience Letters*, 19, 7-12.
- DIAO, Y.-C., JIA, W.-G., SWINDALE, N.V., CYNADER, M.S. (1990). Functional organization of the cortical 17/18 border region in the cat. *Experimental Brain Research*, 79, 271-282.
- DIONNE, C. (1989). Etude anatomo-fonctionnelle des afférences intracorticales des aires visuelles 17/18, suprasylvienne latérale et ectosylvienne antérieure, chez le chat adulte et le chaton. Thèse de maîtrise, *Université du Québec à Trois-Rivières*.
- FREGNAC, V., IMBERT, M. (1984). Development of neuronal selectivity in primary visual cortex of cat. *Physiological Revue*, 64, 325-434.
- GAGNON, R. (1985). Organisation anatomique des afférences et des efférences de l'aire visuelle ectosylvienne antérieure chez le chat. Thèse de maîtrise, *Université du Québec à Trois-Rivières*.
- GAREY, L.J., JONES, E.G., POWELL, T.P.S. (1968). Interrelationships of striate and extrastriate cortex with the primary relay sites of the visual pathway. *Journal Neurol. Neurosurg. Psychiatr.*, 31, 135-157.
- GEISERT, E.E. (1985). The projection of the lateral geniculate nucleus to area 18. *The Journal of Comparative Neurology*, 238, 101-106.
- GRAHAM, J. (1977). An autoradiographic study of the efferent connections of the superior colliculus in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 173, 629-654.
- GRAYBIEL, J., NAUTA, W.J.H. (1971). Some projections of superior colliculus and visual cortex upon the posterior thalamus in the cat. *Anat. Rec.*, 169, 328.
- GRAYBIEL, A.M. (1972a). Some extrageniculate visual pathway in the cat. *Invest. Ophth.*, 11, 322-332.

- GRAYBIEL, A.M. (1972b). Some fiber pathway related to the posterior thalamic region in the cat. *Brain, Behavior and Evolution*, 6, 363-393.
- GRAYBIEL, A.M. (1972c). Some ascending connections of the pulvinar and nucleus lateralis posterior of the thalamus in the cat. *Brain Research*, 44, 99-125.
- GRAYBIEL, A.M., BERSON, D.M. (1980). Histochemical identification and afferent connections of subdivisions in the lateralis posterior-pulvinar complex and related thalamic nuclei in the cat. *Neuroscience*, 5, 1175-1238.
- GUIDO, W., SPEAR, P.D., TONG, L. (1990). Functionnal compensation in the lateral suprasylvian area following bilateral visual cortex damage in kittens. *Experimental Brain Research*, 83, 219-224.
- GUILLERY, R.W. (1970). The laminar distribution of retinal fibers in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat: a new interpretation. *The Journal of Comparative Neurology*, 138, 339-368.
- GUILLERY, R.W., GEISERT, E.E., POLLEY, E.H., MASON, C.A. (1980). An analysis of the retinal afferents to the cat's interlaminar nucleus and its rostral thalamic extension, the "geniculate wing". *The Journal of Comparative Neurology*, 194, 117-142.
- GUILOFF, R.D., LIFSCHITZ, W.S., ORMENO, G.O., ADRIAN, H.A (1971). Visual evoked potentials in cortical auditory and anterior ectosylvian areas of the cat. *Vision Research Suppl.*, 3, 339-364.
- HEATH, J., JONES, E.G. (1971). The anatomical organization of the suprasylvian gyrus of the cat. *Ergebn Anat. Entwickl-Gesch*, 45, 1-64.
- HENDERSON, Z. (1982). An anatomical investigation of projections from lateral geniculate nucleus to visual cortical areas 17 and 18 in newborn kitten. *Experimental Brain Research*, 46, 177-185.
- HENDERSON, Z, BLAKEMORE, C. (1986). Organization of the visual pathway in the newborn kitten. *Neuroscience Research*, 3, 628-659.
- HIGO, S., KAWAMURA, S. (1984). Topographical linkage of tecto-thalamo-anterior ectosylvian sulcal cortex in the cat: An 125-I-WGA autoradiographic study. *Brain Research Bulletin*, 12, 647-655.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functionnal architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, 160, 106-154.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate areas (18 and 19) of the cat. *Journal of Physiology*, 28, 229-289.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. (1967). Cortical and callosal connections concerned with the vertical meridian of the visual field in the cat. *Journal of Physiology*, 30, 1561-1573.



- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. (1969). Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. *Journal of Physiology*, 202, 251-260.
- HUBEL, D.H., WIESEL, T.N. (1970). The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eyelid closure in kittens. *Journal of Physiology*, 206, 419-436.
- HUGUES, H.C. (1980). Efferent organization of the cat pulvinar complex, with a note on bilateral claustricocortical and reticulocortical connections. *The Journal of Comparative Neurology*, 193, 937-963.
- HUTCHINS, B., UPDYKE, B.V. (1989). Retinotopic organization within the lateral posterior complex of the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 285, 350-398.
- ILLING, R.B. (1980). Axonal bifurcation of cat retinal ganglion cells as demonstrated by retrograde double labelling with fluorescent dyes. *Neuroscience Letters*, 19, 125-130.
- INNOCENTI, G.M. (1980). The primary visual pathway through the corpus callosum: morphological and functional aspects in the cat. *Arch. Ital. Biol.*, 118, 124-188.
- INNOCENTI, G.M., CAMINITI, R. (1980). Postnatal shaping of callosal connections from sensory areas. *Experimental Brain Research*, 38, 381-394.
- INNOCENTI, G.M., FROST, D.O. (1980). The postnatal shaping of callosal connections in the absence of visual experience of the eyes. *Experimental Brain Research*, 39, 365-375.
- INNOCENTI, G.M., CLARKE, S. (1984). Bilateral transitory projection to visual areas from auditory cortex in kittens. *Developmental Brain Research*, 14, 143-148.
- INNOCENTI, G.M., BERBEL, P., CLARKE, S. (1988). Development of projections from auditory to visual areas in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 272, 242-259.
- JACOBS, D., PERRY, V.H., HAWKEN, M.J. (1984). The postnatal reduction of the uncrossed projection from the nasal retina in the cat. *Journal of Neuroscience*, 4, 2425-2433.
- KALIL, R.E., (1978). Projection of the retina to the lateral geniculate nucleus in the cat following neonatal ablation of visual cortex. *Soc. Neuroscience Abstract*, 4, 633.
- KALIL, R.E. (1980). Retrograde degeneration of retinal ganglion cells following removal of visual cortex in the newborn kitten. *Soc. Neuroscience Abstract*, 6, 790.
- KALIL, R.E. (1984). Removal of visual cortex in the cat: Effects on the morphological development of the retino-geniculo-cortical pathway. In J. Stone, B. Dreher, and D.H. Rappaport (eds): *Development of visual pathways in mammals*. New York: Alan R. Liss, 257-274.
- KALIL, R.E., BEHAN, M. (1987). Synaptic reorganization in the dorsal lateral geniculate nucleus following damage to visual cortex in newborn or adult cats. *The Journal of Comparative Neurology*, 257, 216-236.

- KATO, N., KAWAGUCHI, S., YAMAMOTO, T., SAMEJIMA, A., MIYATA, H. (1983). Postnatal development of the geniculo-cortical projection in the cat: electrophysiological and morphological studies. *Experimental Brain Research*, 51, 65-72.
- KATO, N., KAWAGUCHI, S., HIROFUMI, M. (1984). Geniculo-cortical projection of layer I of area 17 in kittens: orthograde and retrograde HRP studies. *The Journal of Comparative Neurology*, 225, 441-447.
- KATO, N., KAWAGUCHI, S. (1985). Postnatal development of cortical projection from the pulvinar in the cat. *Journal Physiology Soc. Jpn.*, 47, 271.
- KATO, N., KAWAGUCHI, S., MIYATA, H. (1986). Postnatal development of afferent projections to the lateral suprasylvian visual area in the cat: an HRP study. *The Journal of Comparative Neurology*, 252, 543-554.
- KATO, N. (1987a). Postnatal development of the striate cortical projection onto the extrageniculate visual thalamus in the cat: an HRP study. *Experimental Brain Research*, 67, 119-126.
- KATO, N. (1987b). The postnatal development of thalamocortical projections from the pulvinar in the cat. *Experimental Brain Research*, 68, 533-540.
- KATO, N., KAWAGUCHI, S., MIYATA, H. (1987). Postnatal development of the retinal and cerebellar projection onto the lateral suprasylvian area in the cat. *Journal of Physiology*, 383, 729-744.
- KAUFMAN, E.F., ROSENQUIST, A.C., RACZKOWSKI, D.R. (1984). The projection of single thalamic neurons onto multiple visual cortical areas in the cat. *Brain Research*, 298, 171-174.
- KAWAMURA, S., SPRAGUE, J.M., NIIMI, K. (1974). Corticofugal projections from the visual cortices to the thalamus, pretectum, and colliculus in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 158, 339-362.
- KAWAMURA, S., FUKUSHIMA, N., HATTORI, S. (1979). Topographical origin and ganglion cell type of the retino-pulvinar projection in the cat. *Brain Research*, 173, 419-429.
- KAWAMURA, S., NAITO, J. (1980). Corticocortical neurons projecting to the medial and lateral banks of the middle suprasylvian sulcus in the cat: An experimental study with the horseradish peroxidase method. *The Journal of Comparative Neurology*, 193, 1009-1022.
- KOPPEL, H., INNOCENTI, G.M. (1983). Is there a genuine exuberance of callosal projection in development? A quantitative electron microscopic study in the cat. *Neuroscience Letters*, 41, 33-40.
- KUYPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOETS, C.E., PADT, R.E. (1977). Retrograde axonal transport of fluorescent substances in the rat's forebrain. *Neuroscience Letters*, 6, 127-135.

- KUYPERS, H.G.J.M., BENTIVOGLIO, M., CATSMAN-BERREVOETS, C.E., BHAROS, A.T. (1980). Double retrograde neuronal labeling through divergent axon collaterals, using two fluorescent tracers with the same excitation wave-length which label different features of the cell. *Experimental Brain Research*, 40, 383-392.
- LEVAY, S., STRYKER, M.P., SHATZ, C.J. (1978). Ocular dominance columns and their development in layer IV of the cat's visual cortex: a quantitative study. *The Journal of Comparative Neurology*, 179, 223-244.
- LEVAY, S., WIESEL, T.N., HUBEL, D.H. (1980). The development of ocular dominance columns in normal and visually deprived monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 191, 1-51.
- LEVENTHAL, A.G., RODIECK, R.W., DREHER, B. (1985). Central projections of cat retinal ganglion cells. *The Journal of Comparative Neurology*, 237, 216-226.
- LUND, R.D., MITCHELL, D.E., HENRY, G.H. (1978). Squint-induced modification of callosal connections in cats. *Brain Research*, 144, 169-172.
- LUSKIN, M.B., SHATZ, C.J. (1985). Neurogenesis of the cat's primary visual cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, 242, 611-631.
- MARIANI, J., CHANGEUX, J.P. (1981). Ontogenesis of olivocerebellar relationships. *Journal of Neuroscience*, 1, 696-709.
- MARIANI, J. (1983). Elimination of synapse during the development of the central nervous system. *Brain Research*, 58, 383-392.
- MARSHALL, W.H., TALBOT, S.A., ADES, H.W. (1943). Cortical responses of the anesthetized cat gross photic and electrical afferent stimulation. *Journal of Neurophysiology*, 6, 1-15.
- McCALL, M.A., TONG, L., SPEAR, P.D. (1985). Development of response properties of posteromedial lateral suprasylvian visual cortex neurons in the cat: Implications for functional compensation. *Soc. Neuroscience Abstr.*, 11, 807.
- McCALL, M.A., TONG, L., SPEAR, P.D. (1988). Development of neuronal responses in cat posteromedial suprasylvian visual cortex. *Brain Research*, 447, 67-78.
- MICELI, D., REPERANT, J. (1982). Thalamo-hyperstriatal projections in the pigeon *Columbia livia* as demonstrated by retrograde double-labeling with fluorescent tracers. *Brain Research*, 245, 365-371.
- MICELI, D., REPERANT, J. (1983). Hyperstriatal-tectal projections in the pigeon *Columbia livia* as demonstrated by retrograde double-labeling with fluorescent tracers. *Brain Research*, 276, 147-153.
- MICELI, D., PTITO, M., LEPORE, F., REPERANT, J. (1984). Interhemispheric connections of the anterior ectosylvian visual area in the cat. *ARVO Abstr.*, 25, 212.

- MICELI, D., REPERANT, J. (1985). Telencephalic afferent projections from the diencephalon and brainstem in the pigeon. A retrograde multiple-label fluorescent study. *Experimental Biology*, 44, 71-99.
- MICELI, D., REPERANT, J., PTITO, M. (1985). Intracortical connections of the anterior ectosylvian and lateral suprasylvian visual areas in the cat. *Brain Research*, 347, 291-298.
- MICELI, D., LEPORE, F., WARD, R., PTITO, M. (1986). The anatomical organization of interhemispheric connections of the anterior ectosylvian visual area in the cat. *Two Hemispheres - One Brain: Functions of the corpus callosum* (pp.139-148). New York: Alan R. Liss Inc.
- MONTERO, V.M. (1981). Topography of the corticocortical connections from the striate cortex in the cat. *Brain, Behavior, and Evolution*, 18, 194-218.
- MUCKE, L., NORITA, M., BENEDEK, G., CREUTZFELDT, O. (1982). Physiologic and anatomic investigation of a visual cortical area situated in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Experimental Brain Research*, 46, 1-11.
- NG, A.Y.K., STONE, J. (1982). The optic nerve of the cat. Appearance and loss of axons during normal development. *Developmental Brain Research*, 5, 263-271.
- NIIMI, K., KUWAHARA, E. (1973). The dorsal thalamus of the cat and comparison with monkey and man. *J. Hirnforsch.* 14, 303-325.
- NIIMI, K., KADOTA, M., MATSUSHITA, Y. (1974). Cortical projections of the pulvinar nuclear group of the thalamus in the cat. *Brain, Behavior, and Evolution*, 9, 422-457.
- NIIMI, K., MATSUOKA, H.D, YAMAZAKI, Y., MATSUMOTO, H. (1981). Thalamic afferents to the visual cortex in the cat studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Brain, Behavior, and Evolution*, 18, 114-139.
- NORITA, M., CREUTZFELDT, O.D.(1982). An HRP and <sup>3</sup>H-apo-HRP study on the thalamic projections to visual cortical areas in the cat. *Acta Biol. Acad. Hung.*, 33, 269-275.
- NORITA, M., MUCKE, L., BENEDEK, G., ALBOWITZ, B., KATOH, Y., CREUTZFELDT, O.D. (1986). Connections of the anterior ectosylvian visual area (AEV). *Developmental Brain Research*, 62, 225-240.
- OLSON, C.R., GRAYBIEL, A.M. (1981). A visual area in the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Soc. Neuroscience Abstr.*, 7, 831.
- OLSON, C.R., GRAYBIEL, A.M. (1983). An outlying visual area in the cerebral cortex of the cat. *Brain Research*, 58, 239-245.
- OLSON, C.R., GRAYBIEL, A.M. (1987). Ectosylvian visual area of the cat: Location, retinotopic organization, and connections. *The Journal of Comparative Neurology*, 261, 277-294.

- PALMER, L.A., ROSENQUIST, A.L., TUSA, R.J. (1978). The retinotopic organization of the lateral suprasylvian visual areas in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 177, 237-256.
- PETTIGREW, J.D., NIKARA, T., BISHOP, P.O. (1968). Responses to moving slits by single units in cat striate cortex. *Experimental Brain Research*, 6, 373-390.
- PRICE, D.J., BLAKEMORE, C. (1985). The postnatal development of the association projection from visual cortical area 17 to area 18 in the cat. *Journal of Neuroscience*, 5, 2443-2452.
- PRICE, D.J., ZUMBROICH, T.J., BLAKEMORE, C. (1988). Development of stimulus selectivity and functional organization in the suprasylvian visual cortex of the cat. *Proc. R. Soc.*, 233, 123-163.
- RACZKOWSKI, D., ROSENQUIST, A.C. (1980). Connections of the parvocellular C laminae of the dorsal lateral geniculate nucleus with the visual cortex in the cat. *Brain Research*, 199, 447-451.
- RACZKOWSKI, D., ROSENQUIST, A.C. (1983). Connections of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat. *The Journal of Neuroscience*, vol. 3, no 10, 1912-1942.
- RAUSCHECKER, J.P., VON GRÜNAU, M.W., POULIN, C. (1987). Thalamo-cortical connections and their correlation with receptive field properties in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *Experimental Brain Research*, 647, 100-112.
- RIOCH, D.M. (1929). Studies on the diencephalon of carnivora -I. The nuclear configuration of the thalamus, epithalamus, and hypothalamus of the dog and cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 49, 1-110.
- RODA, J.M., REINOSO-SUAREZ, F. (1983). Topographical organization of the thalamic projections to the cortex of the anterior ectosylvian sulcus in the cat. *Experimental Brain Research*, 49, 131-139.
- ROSENQUIST, A.C., EDWARDS, S.B., PALMER, L.A. (1974). An autoradiographic study of the projections of the dorsal lateral geniculate nucleus and the posterior nucleus in the cat. *Brain Research*, 80, 71-93.
- SANDERSON, K.J. (1971). The projection of the visual field to the lateral geniculate and medial interlaminar nuclei in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 143, 101-118.
- SEGRAVES, M.A., ROSENQUIST, A.C. (1982). The distribution of the cells origin of callosal projections in cat visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 2, 1079-1089.
- SHOUMURA, K. (1981). Further studies on the size specificity of commissural projecting neurons of layer III in areas 17, 18, 19 and the lateral suprasylvian area of the cat's visual cortex. *Archivum Histologicum Japonicum*, 44, 51-69.

- SPEAR, P.D., BAUMANN, T.P. (1975). Receptive-field characteristics of single neurons in lateral suprasylvian visual area of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 38, 1403-1420.
- SPEAR, P.D. (1979). Behavioral and neurophysiological consequences of visual cortex damage: Mechanism of recovery, in J.M. Sprague et A.N. Epstein (eds): *Progress in Psychobiology and physiological psychology* (pp. 45-90). New York: Academic Press.
- SPEAR, P.D., BAUMANN, T.P. (1979). Effects of visual cortex removal on receptive-field properties of neurons in lateral suprasylvian visual area of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 38, 31-56.
- SPEAR, P.D., KALIL, R.E., TONG, L. (1980). Functional compensation in lateral suprasylvian visual area following neonatal visual cortex removal in cats. *Journal of Neurophysiology*, 43, 851-869.
- SPEAR, P.D. (1985). Neural mechanisms of compensation following neonatal cortex damage, in C.W. Cotman (ed.): *Synaptic plasticity and remodeling* (pp. 111-167). New York : Guilford Press.
- SPEAR, P.D. (1988). Influence of areas 17, 18, and 19 on receptive-field properties of neurons in the cat's posteromedial suprasylvian visual cortex. *Progress in Brain Research*, 75, 197-210.
- SPEAR, P.D., TONG, L., McCALL, M.A. (1988). Functional influence of areas 17, 18, and 19 on the lateral suprasylvian cortex in kittens and adult cats: implications for compensation following early visual cortex damage. *Brain Research*, 447, 79-91.
- SPRAGUE, J.M., LEVY, J., DIBERARDINO, A., BERLUCCHI, C. (1977). Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 172, 441-488.
- SQUATRITO, S., GALLATTI, C., BATTAGLINI, P.P., SANSEVERINO RIVA, E. (1981). Bilateral cortical projections from cat visual areas 17 and 18. An autoradiographic study. *Archives Italiennes de Biologie*, 119, 1-20.
- SRIPANIDKULCHAI, K., WYSS, M. (1986). Two rapid methods of counterstaining fluorescent dye tracer containing sections without reducing the fluorescence. *Brain Research*, 397, 117-129.
- STEIN, B.E., EDWARDS, S.B. (1979). Corticotectal and other corticofugal projections in neonatal cat. *Brain Research*, 161, 399-409.
- SWINDALE, N.V., VITAL-DURAND, F., BLAKEMORE, C. (1981). Recovery from monocular deprivation in the monkey, III. Reversal of anatomical effects in the visual cortex. *Proceeding of the royal society (London)*, 213B, 435-450.
- SYMONDS, L.L., ROSENQUIST, A.C., EDWARD, S.B., PALMER, L.A. (1981). Projections of the Pulvinar-lateral posterior complex to visual cortical areas in the cat. *Neuroscience*, vol. 6, no. 10, 1995-2020.

- TONG, L., KALIL, R.E., SPEAR, P.D. (1982). Thalamic projections to visual areas of the middle suprasylvian sulcus in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 212, 103-117.
- TONG, L., KALIL, R.E., SPEAR, P.D. (1984). Critical periods for functional and anatomical compensation in lateral suprasylvian visual area following removal of visual cortex in cats. *Journal of Neurophysiology*, vol. 52, no. 5, 941-960.
- TONG, L., SPEAR, P.D. (1986). Single thalamic neurons project to both lateral suprasylvian cortex and area 17: A retrograde fluorescent double labeling study. *The Journal of Comparative Neurology*, 246, 254-264.
- TONG, L., KALIL, R.E., SPEAR, P.D. (1986). Postnatal development of projection from the lateral geniculate nucleus (LGN) to posteromedial lateral suprasylvian (PMLS) visual cortex in the cat. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 27, 224.
- TONG, L., SPEAR, P.D., KALIL, R.E. (1987). Effects of corpus callosum section on functional compensation in the posteromedial lateral suprasylvian visual area after early visual cortex damage in cats. *The Journal of Comparative Neurology*, 256, 128-136.
- TOYAMA, K., KOZASA, T. (1982). Responses of Clare-Bishop neurons to three-dimensional motion of a light stimulus. *Vision Research*, 22, 571-574.
- TOYAMA, K., FUJII, K., KASAI, H., MAEDA, J. (1985). The responsiveness of Clare-Bishop neurons to visual cues associated with motion of a visual stimulus in three-dimensional space. *Vision Research*, 25, 407-414.
- TOYAMA, K., KOMATSU, Y., KOZASA, T. (1986a). The responsiveness of Clare-Bishop neurons to motion cues for motion stereopsis. *Neuroscience Research*, 4, 83-109.
- TOYAMA, K., FUJII, K., KASAI, H., MAEDA, J. (1986b). The responsiveness of Clare-Bishop neurons to size cues for motion stereopsis. *Neuroscience Research*, 4, 110-128.
- TOYAMA, K., KOMATSU, Y. (1987). Visual cortical plasticity in infant kittens. *Acta Neurochirurgica, Suppl.*, 41, 68-77.
- TOYAMA, K., FUJII, K., UMETANI, K. (1990). Functional differentiation between the anterior and posterior Clare-Bishop cortex of the cat. *Experimental Brain Research*, 81, 221-233.
- TUMOSA, N., MCCALL, M.A., GUIDO, W., SPEAR, P.D. (1989). Responses of lateral geniculate neurons that survive long-term visual cortex damage in kittens and adult cats. *Journal of Neuroscience*, 9, 280-298.
- TUSA, R.J., PALMER, L.A., ROSENQUIST, A.C. (1978). The retinotopic organization of area 17 (striate cortex) in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 177, 213-236.
- TUSA, R.J., ROSENQUIST, A.C., PALMER, L.A. (1979). Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 185, 657-678.

- TUSA, R.J., PALMER, L.A., ROSENQUIST, A.C. (1981). Multiple cortical visual areas: Visual field topography in the cat. In Woolsey (éd.): *Cortical sensory organization*, vol. 2: *Multiple visual areas* (pp. 1-31). New Jersey: Humana Press.
- UPDYKE, B.V. (1977). Topographic organization of the projections from cortical areas 17, 18 and 19 onto the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 173, 81-122.
- UPDYKE, B.V. (1981). Projections from visual areas of the middle suprasylvian sulcus onto the lateral posterior complex and adjacent thalamic nuclei in cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 201, 477-506.
- UPDYKE, B.V. (1983). A reevaluation of the functional organization and cytoarchitecture of the feline lateral posterior complex, with observations on adjoining cell groups. *The Journal of Comparative Neurology*, 219, 143-181.
- VANDEBUSSCHE, E., ORBAN, G.A., MAES, H. (1986). Velocity discrimination in the cat. *Vision Research*, 26, 1835-1849.
- VANDERKOOY, D., KUYPERS, H.G.J.M., CATSMAN-BERREVOETS, C.E. (1978). Single mammillary body cells with divergent axon collaterals. Demonstration by a simple fluorescent retrograde double labeling technique in rat. *Brain Research*, 158, 189-196.
- VANDERKOOY, D., KUYPERS, H.G.J.M. (1979). Retrograde fluorescent double labeling: axon collaterals in the ascending raphe and nigra projections. *Science*, 204, 873-875.
- WEBER, A.J., CHEN, I., HUTCHINS, B. (1986). The pretectal complex of the cat: Cells of origin of projections to pulvinar nucleus. *Brain Research*, 397, 389-394.
- WEBER, A.J., KALIL, R.E. (1987). Development of corticogeniculate synapses in the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, 264, 171-192.
- WEBER, A.J., KALIL, R.E., STANDFORD, L.R. (1989). Morphology of single, physiologically identified retinogeniculate Y-cell axons in the cat following damage to visual cortex at birth. *The Journal of Comparative Neurology*, 282, 446-455.
- WILSON, M.E., CRAGG, B.G. (1967). Projections from the lateral geniculate nucleus in the cat and monkey. *Journal of Anatomy*, 101, 677-692.
- WRIGHT, M.J. (1969). Visual receptive fields of cells in a cortical area remote from the striate cortex in the cat. *Nature*, 223, 973-975.
- ZUMBROICH, T.J., VON GRUNAU, M.W., POULIN, C., BLAKEMORE, C. (1986). Differences of visual field representation in the medial and lateral banks of the suprasylvian cortex (PMLS/PLLS) of the cat. *Experimental Brain Research*, 64, 77-93.
- ZUMBROICH, T.J., BLAKEMORE, C. (1987). Spatial and temporal selectivity in the suprasylvian visual cortex of the cat. *The Journal of Neuroscience*, 7, 482-500.



ZUMBROICH, T.J., PRICE, D.J., BLAKEMORE, C. (1988). Development of spatial and temporal selectivity in the suprasylvian visual cortex in the cat. *The Journal of Neuroscience*, 8, 2713-2728.